

## Révision de quelques Odontaspidae (Neoselachii: Lamniformes) du Paléocène et de l'Eocène du Bassin de la mer du Nord

### Revision of some Odontaspidae (Neoselachii: Lamniformes) from the Paleocene and Eocene of the North Sea Basin

Henri CAPPETTA & Dirk NOLF

VLIZ (vzw)

VLAAMS INSTITUUT VOOR DE ZEE  
FLANDERS MARINE INSTITUTE  
Oostende - Belgium

CAPPETTA, H. & NOLF, D., 2005. — Révision de quelques Odontaspidae (Neoselachii: Lamniformes) du Paléocène et de l'Eocène du Bassin de la mer du Nord (Revision of some Odontaspidae (Neoselachii: Lamniformes) from the Paleocene and Eocene of the North Sea Basin). *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre* 75: 237-266, 7 pls., 1 fig., Bruxelles-Brussel, March 31, 2005 – ISSN 0374-6291.

#### Résumé

La révision de quelques espèces d'Odontaspidae du Paléocène et de l'Eocène du Bassin de la mer du Nord a permis de clarifier le statut générique de certaines d'entre elles et de préciser leur morphologie dentaire. Une espèce du Lutétien de Belgique, *Carcharias* sp., peut être considérée comme le premier représentant de la lignée conduisant à l'espèce actuelle *C. taurus*. Trois genres nouveaux sont décrits: *Brachycarcharias* nov. gen. (Lutétien de Belgique), *Orpodon* nov. gen. (Sélandien de Belgique) et *Sylvestrilamia* nov. gen. (Yprésien d'Angleterre). La validité du genre *Hypotodus* est confirmée et il est recommandé d'abandonner l'espèce mal définie *hopei* au profit de l'espèce *verticalis* pour éviter toute confusion.

**Mots-clés:** Chondrichthyes, Odontaspidae, Paléocène, Eocène, Bassin de la Mer du Nord

#### Abstract

The revision of some Odontaspidae species from the Paleocene and the Eocene of the North sea Basin has clarified the generic status of some of them and to precise their dental morphologies. A species from the Lutetian of Belgium, *Carcharias* sp., can be considered as the first representative of the lineage leading to the Recent species *C. taurus*. Three new genera are described: *Brachycarcharias* nov. gen. (Lutetian of Belgium), *Orpodon* nov. gen. (Selandian of Belgium) and *Sylvestrilamia* nov. gen. (Ypresian of England). The validity of the genus *Hypotodus* is confirmed and it is recommended that the poorly defined species *hopei* is abandoned in favour of the species *verticalis* in order to avoid confusion.

**Key-words:** Chondrichthyes, Odontaspidae, Paleocene, Eocene, North Sea Basin

#### Introduction

Dans la nature actuelle, la famille des Odontaspidae est limitée à trois espèces se répartissant en deux genres (*Carcharias* et *Odontaspis*); elle était par contre beau-

coup plus diversifiée à certaines périodes, en particulier au cours du Paléogène.

En raison de la taille relativement importante de leurs dents et de leur abondance dans les sédiments, les espèces fossiles de cette famille ont été récoltées et décrites très tôt, ce qui explique le nombre important d'espèces nominales connues dans la littérature. On en dénombre actuellement 15 espèces dans le Paléocène et 29 espèces dans l'Eocène, sans tenir compte de la cinquantaine d'espèces invalides nommées par ZHELEZKO (1989; voir Annexes plus loin). Il est bien évident que sur ces 44 espèces nominales, beaucoup sont des synonymes. De plus, nombre de ces espèces fossiles présentent des morphologies dentaires particulières ou des dentures qui les éloignent sensiblement des espèces actuelles; ceci a conduit certains auteurs à définir, à tort ou à raison, des genres nouveaux pour certaines de ces espèces.

En raison de ce foisonnement d'espèces et de genres plus ou moins correctement définis, la systématique et la compréhension de ce groupe important à l'état fossile apparaissent encore actuellement très confuses. Il devenait même difficile, sinon impossible, de savoir ce que recouvraient précisément certaines appellations spécifiques. Cette situation nous a incités à entreprendre une révision des espèces d'Odontaspidae du Paléocène et de l'Eocène de l'Europe du Nord, plus particulièrement de Belgique et de Grande-Bretagne, en prenant pour base les espèces classiques définies par AGASSIZ (1833-44), WINKLER (1874, 1878), WOODWARD (1899), LERICHE (1905, 1906, 1921), CASIER (1946, 1966) et HERMAN (1972). Récemment, WARD (1988) a publié une révision de certaines de ces espèces, mettant en synonymie *Hypotodus verticalis* (AG., 1843), *H. robustus* (LERICHE, 1921), *H. heinzlini* (CASIER, 1967) et *Carcharias hopei* (AG., 1843); nous verrons plus loin ce qu'il faut penser de cette synonymie.

Plus récemment encore, ZHELEZKO et KOZLOV (1999) ont publié un certain nombre de nouveaux genres de Lamniformes des dépôts paléogènes du Kazakhstan.

La présente étude ne constitue qu'une étape, préliminaire mais absolument indispensable, qui permettra de poursuivre la révision des Odontaspidae des phosphates du Maroc, mais également d'autres gisements d'Afrique

de l'Ouest, entreprise parallèlement par l'un de nous (H.C.).

Le genre *Striatolamia* ne sera pas pris en considération dans le présent travail dans la mesure où SIVERSON (1992) a récemment montré, sur la base de caractères de morphologie dentaire, que ce genre devait être attribué aux Mitsukurinidae et non aux Odontaspidae.

## Revue systématique

Dans ce chapitre, nous allons passer en revue les espèces d'Odontaspidae décrites jusqu'ici dans le Paléocène et l'Eocène de Belgique, en y ajoutant une espèce de l'Eocène inférieur d'Angleterre [*Sylvestrilamia teretidens* (WHITE, 1931)], présente également en Belgique. La liste de ces espèces est indiquée avec leur attribution générique d'origine:

*Odontaspis heersensis* HERMAN, 1972: Sélandien (= Heersien) de Maret, hameau d'Orp-le-Grand (Belgique).

*Odontaspis (Synodontaspis) heinzelini* CASIER, 1967: Thanétien de Dormaal (Belgique).

*Lamna lerichei* CASIER, 1946: Yprésien (Sables à *Nummulites planulatus*) de Forest-lez-Bruxelles (Belgique).

*Odontaspis robustus* LERICHE, 1921: Lutétien (= Bruxellien), Belgique. Espèce créée sans description ni figuration en 1921 par LERICHE, d'après du matériel remanié dans le Pliocène de Deurne, Belgique; pour une bonne illustration de l'espèce, voir LERICHE, 1906, pl. 3, fig. 13-19.

*Odontaspis (Synodontaspis) cuspidata praemut. teretidens* WHITE, 1931: Yprésien d'Abbey Wood (Grande-Bretagne).

*Otodus rutoti* WINKLER, 1874: Sélandien (= Heersien) de Maret, hameau d'Orp-le-Grand (Belgique).

*Otodus vincenti* WINKLER, 1878b: Lutétien (= Bruxellien) de Woluwe-Saint-Lambert, (Belgique).

*Odontaspis winkleri* LERICHE, 1905: Lutétien (= Bruxellien) de Saint-Josse-Ten-Noode, Nederokkerzeel, Saint-Gilles, Woluwe-Saint-Lambert (Belgique).

Certaines de ces espèces ne posent pas de problèmes particuliers d'identification, sinon parfois au niveau générique, et leur statut semble clair; pour ces dernières, nous nous contenterons donc d'une discussion rapide.

Pour d'autres par contre, pour lesquelles règne une certaine confusion, soit au niveau de leur synonymie, soit au niveau de leur attribution générique, il était nécessaire de faire un historique de la question et de discuter leur définition et leur statut de façon plus approfondie.

Avant de passer en revue les espèces elles-mêmes, il est indispensable de revenir, même brièvement, sur les différents genres, actuels et fossiles, d'Odontaspidae dans lesquels ont été rangées les espèces paléogènes.

## Les genres d'Odontaspidae actuels

Il existe dans la nature actuelle deux genres: *Odontaspis* AGASSIZ, 1838 et *Carcharias* RAFINESQUE, 1810, déjà présents au Crétacé supérieur (CAPPETTA, 1987) et trois

espèces: *Carcharias taurus* RAFINESQUE, 1810, *Odontaspis ferox* RISSO, 1810 et *O. noronhai* MAUL, 1955.

Genre *Carcharias* RAFINESQUE, 1810 (= *Eugomphodus* GILL, 1861; = *Pseudodontaspis* CASE, 1987)

En 1931, WHITE a distingué deux sous-genres au sein du genre actuel *Carcharias*:

– *Parodontaspis* WHITE, 1931 (Espèce-type: *Odontaspis platensis* LAHILLE, 1928: espèce actuelle).

– *Synodontaspis* WHITE, 1931 (Espèce-type: *Carcharias taurus* RAFINESQUE, 1810: espèce actuelle).

Il s'est avéré par la suite que l'espèce *platensis* était un synonyme junior de l'espèce *taurus*, et donc que *Parodontaspis* devenait un synonyme objectif de *Carcharias*.

Genre *Odontaspis* AGASSIZ, 1838 (Espèce-type: *Squalus ferox* RISSO, 1810 (= *Carcharias ferox* RISSO, 1826): espèce actuelle.

En dehors de l'espèce-type, ce genre comprend une deuxième espèce, *Odontaspis noronhai* MAUL, 1955. Cette dernière, décrite à l'origine de Madère, mais retrouvée depuis ailleurs (voir COMPAGNO, 2001), montre une denture et surtout une morphologie dentaire tellement originales et différentes de celles d'*O. ferox* que nous considérons qu'il pourrait s'agir d'un genre particulier, probablement nouveau (étude en cours).

Les dentures des genres actuels ont été décrites et figurées par différents auteurs (LERICHE, 1905; BIGELOW & SCHROEDER, 1948; APPELEGATE, 1965; TANIUCHI, 1970; BASS *et al.*, 1975).

Il existait une certaine confusion au niveau de l'appellation générique d'espèces, aussi bien actuelles que fossiles, du fait que paléoichthyologistes et néoichthyologistes n'utilisaient pas les mêmes noms. COMPAGNO (1984) a clarifié ces problèmes de synonymie concernant l'appellation des genres d'Odontaspidae actuels. Toutefois, malgré cette mise au point, reprise par WARD (1988), ces genres restent encore souvent utilisés de façon incorrecte.

## Les genres d'Odontaspidae du Paléogène

Les genres d'Odontaspidae présents au Paléogène sont assez nombreux et beaucoup ont été définis par les auteurs russes:

*Araloselachus* GLÜCKMAN, 1964b: p. 170.

Espèce-type: *Araloselachus agespensis* GLÜCKMAN, 1964: Burdigalien (Aral Fm.); Golfe de Perovsky, rive nord de la Mer d'Aral, ouest Kazakhstan. [?Syn. de *Carcharias* RAFINESQUE, 1810].

*Borealotodus* ZHELEZKO in ZHELEZKO & KOZLOV, 1999: p. 117.

Espèce-type: *Mennerotodus borealis* ZHELEZKO, 1994: Priabonien (Tavda Fm.); Kachar, Kustanaj Province, nord du Kazakhstan.

*Chasarodus* ZHELEZKO in ZHELEZKO & KOZLOV, 1990: p. 179.

Espèce-type: pas d'espèce-type désignée; *nomen nudum*.

*Clerolamna* ZHELEZKO in ZHELEZKO & KOZLOV, 1999: p. 126.

Espèce-type: *Clerolamna umovae* ZHELEZKO in ZHELEZKO & KOZLOV, 1999: Priabonien (Chegan Fm.); Kachar Toun, nord du Kazakhstan.

*Glueckmanotodus* ZHELEZKO in ZHELEZKO & KOZLOV, 1999: p. 112.

Espèce-type: *Odontaspis* (*Synodontaspis*) *heinzelini* CASIER, 1967: Thanétien; Dormaal, (Belgique).

*Glueckmanselachus* ZHELEZKO, 1995: p. 15.

Espèce-type: pas d'espèce-type désignée ni figurée; *nomen nudum*.

*Hypotodus* JAEKEL, 1895: p. 31.

Espèce-type: *Lamna* (*Odontaspis*) *verticalis* AGASSIZ, 1843: Yprésien (London Clay); Sheppey, Kent (Grande-Bretagne).

*Jaekelotodus* MENNER, 1928: p. 314.

Espèce-type: *Hypotodus trigonalis* JAEKEL, 1895e: Priabonien; Dniepropetrovsk (Ekaterinoslav) (Ukraine).

*Mennerotodus* ZHELEZKO, 1989: p. 17.

Espèce-type: pas d'espèce-type désignée ni figurée à l'origine, donc *nomen nudum* à ce moment-là. Publié à nouveau comme nouveau genre en 1990, mais toujours *nomen nudum*. En 1994 *Mennerotodus glueckmani* ZHELEZKO nov. sp. est désignée comme espèce type, décrite et figurée; le genre devient donc valide. (ZHELEZKO in ZHELEZKO & KOZLOV, p. 175). Publié comme nouveau genre en 1995 (ZHELEZKO, p. 17).

*Oxytes* GIEBEL, 1848: p. 364 (nom seulement; pas de figuration).

Espèce-type: *Oxytes obliquus* GIEBEL, 1848: Eocène sup. (= Priabonien); Sülldorf, sud de Magdebourg (Allemagne); *nomen nudum*.

*Palaeohypotodus* GLÜCKMAN, 1964 (non ZHELEZKO, 1989): p. 103.

Espèce-type: *Odontaspis rutoti* WINKLER, 1878a: Sélandien (= Heersien); Maret, Hameau d'Orp-le-Grand (Belgique).

*Priodontaspis* AMEGHINO, 1906: p. 178, fig. 44.

Espèce-type: *Priodontaspis valentini* AMEGHINO, 1906: pas d'âge indiqué; Argentine; pas de localité type indiquée. Synonyme probable de *Carcharoides* AMEGHINO, 1901.

*Tobolamna* ZHELEZKO in ZHELEZKO & KOZLOV, 1999: p. 119.

Espèce-type: *Tobolamna tobolensis* ZHELEZKO in ZHELEZKO & KOZLOV, 1999: Priabonien; Kachar, région de Kustanaj, nord Kazakhstan.

Genre déjà cité in ZHELEZKO, 1995, p. 32.

*Turania* KOZLOV, 2001: p. 83.

Espèce-type: *Turania andrusovia* KOZLOV, 2001: Bartonien inférieur (Lower Shorym Fm.; NP 16); Tusbair, Nord Mangyshlak, ouest Kazakhstan.

La validité de plusieurs de ces genres reste encore à discuter mais ceci dépasserait le cadre du présent travail. Il convient d'ajouter à cette liste les deux genres actuels vus précédemment, *Carcharias* RAFINESQUE, 1810 et *Odontaspis* AGASSIZ, 1838, présents également à l'état fossile.

A ces genres, il convient d'ajouter les trois nouveaux genres définis dans la suite de ce travail: *Brachycarcharias* nov. gen., *Orpodon* nov. gen. et *Sylvestrilamia* nov. gen.

Sept autres genres: *Mangischlakia*, *Microstriatolamia*, *Neostriatolamia*, *Palaeohypotodus* (un nom de genre déjà utilisé par GLÜCKMAN, 1964), *Parastriatolamia*, *Turgajselachia* et *Scaphus* ainsi qu'une cinquantaine d'espèces de Lamniformes du Paléogène de l'ex-URSS ont été publiés par ZHELEZKO (1989). Aucune espèce-type n'a été désignée pour définir ces genres et il n'y a aucune diagnose, ni description ni figuration permettant de justifier les nouveaux taxa dont l'origine précise, aussi bien stratigraphique que géographique, est le plus souvent inconnue; tous ces genres et espèces ont été créés par ZHELEZKO au mépris des règles les plus élémentaires du Code International de Nomenclature Zoologique; ils n'ont donc aucune valeur et doivent être considérés comme des *nomina nuda*. De ce fait nous les rejetons purement et simplement. Dans ses travaux ultérieurs, ZHELEZKO a utilisé ces taxa non valides, ou au moins une partie d'entre eux, pour des études de systématique, de phylogénie, de biochronologie ou encore de paléogéographie. Il est bien évident que ces études, qui s'appuient sur des taxa sans existence légale et que seul son auteur était censé connaître, ne peuvent pas être prises en considération.

### Etude systématique

Dans cette partie, il n'entre pas dans notre propos d'analyser en détail le statut générique de tous les Odontaspidae du Paléogène d'Europe. Un tel travail dépasserait de loin le cadre de cette étude qui n'a d'autre but que de clarifier l'attribution générique de quelques taxa classiques.

Toutefois, quelques remarques préliminaires concernant nos conceptions au niveau générique s'imposent.

Les trois espèces actuelles d'Odontaspidae (*Carcharias taurus*, *Odontaspis ferox* et *O. noronhai*) se différen-

cient très facilement sur la seule base de leur denture, qu'on la considère dans son ensemble ou que l'on s'appuie uniquement sur la morphologie des dents isolées. Lorsque l'on se penche sur des faunes fossiles du Paléogène, mais également du Crétacé, on se heurte alors au problème de la grande diversité des Lamniformes qui caractérise ces faunes, avec souvent plusieurs espèces d'Odontaspidae présentes dans un même gisement. Cette situation peut parfaitement s'expliquer par le fait que les Carcharhinidae de taille moyenne à grande, comme l'actuel *Carcharhinus* par exemple, n'existaient pas, ou du moins étaient très peu représentés, dans ces communautés; ainsi, les Lamniformes pouvaient-ils occuper un bien plus grand nombre de niches qu'actuellement. Ceci explique leur diversité passée ainsi que la présence fréquente de plusieurs espèces dans un même niveau fossilifère. De ce fait, les Odontaspidae fossiles se sont épanouis et diversifiés, entraînant des spécialisations trophiques, et donc dentaires, sans équivalents dans la nature actuelle. Si les genres actuels d'Odontaspidae peuvent être reconnus jusqu'au Paléogène ou même au Crétacé, la grande majorité des espèces fossiles est beaucoup plus difficile à classer au niveau générique. A partir de cette constatation, deux options sont envisageables: ou bien on attribue l'ensemble des espèces fossiles aux deux genres actuels connus; ou bien on définit un certain nombre de regroupements correspondant à des morphologies parfaitement identifiables, en les attribuant à des genres fossiles.

La première option, conservatrice, si elle présente l'avantage de maintenir un nombre limité de genres, masque toutefois le foisonnement de formes et de lignées identifiables à l'état fossile.

La deuxième option, qui, à première vue, présente l'inconvénient de multiplier le nombre de genres, et même de familles fossiles, a été largement adoptée ces dernières années par les auteurs russes (ZHELEZKO, 1995; ZHELEZKO & KOZLOV, 1999), à la suite de GLÜCKMAN (1964). Malgré les critiques qu'ont pu formuler dans un premier temps les auteurs occidentaux, il faut reconnaître que cette conception rend mieux compte des évolutions convergentes, nombreuses au sein des Lamniformes ainsi que de la diversité de cet ordre à l'état fossile.

Ordre des Lamniformes BERG, 1958

Famille des Odontaspidae MÜLLER & HENLE, 1839

La terminologie dentaire utilisée est celle de CAPPETTA (1987).

Genre *Carcharias* RAFINESQUE, 1810

Espèce-type: *Carcharias taurus* RAFINESQUE, 1810

*Carcharias* sp.

(Pl. 1)

1986 — *Synodontaspis hopei* (AG.); NOLF, pl. 25, fig. 1-7, 9-15 (non fig. 8).

1988 — *Synodontaspis hopei* (AG.); NOLF, pl. 25, fig. 1-7, 9-15 (non fig. 8).

1990 — *Carcharias acutissima* (AG.); KEMP *et al.*, p. 8, pl. 8, fig. 5-7.

**Description:** Les dents antérieures montrent une cuspide haute et effilée, de profil légèrement sigmoïdal (Pl. 1, Fig. 1-2). La face linguale est fortement convexe transversalement et porte des plis fins et ténus, surtout visibles dans les régions latérales de la cuspide. En vue labiale, on peut voir que les tranchants s'arrêtent assez loin de la base de la cuspide; la couronne surplombe nettement la racine. Il existe une paire de denticules acérés mais pas très hauts, en forme de crochets. Les lobes de la racine sont longs et assez divergents; les expansions émailées de la cuspide sur la partie supérieure labiale des lobes sont bien marquées. La protubérance linguale de la racine est très saillante et porte un sillon bien marqué. La lunule est large et profonde.

Une dent de position antérieure inférieure (Pl. 1, Fig. 2) est morphologiquement proche de la dent qui vient d'être décrite. Elle montre une cuspide un peu plus étroite en vue labiale et une racine à lobes plus écartés.

Une dent de la deuxième file inférieure (Pl. 1, Fig. 3) est légèrement dissymétrique, avec une cuspide légèrement inclinée distalement. Le lobe mésial de la racine est plus vertical et plus effilé que le lobe distal.

Les dents latérales inférieures (Pl. 1, Fig. 4) sont symétriques, avec une cuspide droite flanquée de deux paires de denticules latéraux bien séparés de sa base; la paire principale est beaucoup plus développée que la paire secondaire. La racine s'étale transversalement, avec des lobes bien développés et effilés.

Les dents plus latérales (Pl. 1, Fig. 5) ont une cuspide de contour nettement triangulaire en vue linguale, avec des tranchants rectilignes. Les denticules latéraux sont relativement plus développés et les lobes de la racine sont plus courts.

Dans les files très latérales (Pl. 1, Fig. 6-7), la cuspide s'abaisse encore, les denticules s'élargissent et deviennent triangulaires. La racine s'épaissit et les lobes s'écartent, l'encoche radiculaire restant assez profonde.

Les dents latérales supérieures (Pl. 1, Fig. 8-9) possèdent une cuspide triangulaire assez effilée et inclinée distalement. La couronne est assez aplatie labio-lingualement et la face linguale est dépourvue de plis. Il existe une paire de denticules latéraux triangulaires, assez larges et bien détachés de la base de la cuspide. La couronne surplombe la racine labialement. Les lobes de la racine sont peu épais et très étalés, l'encoche radiculaire étant peu profonde. En vue linguale, la lunule est très développée.

Les dents très latérales supérieures (Pl. 1, Fig. 9) montrent une cuspide nettement inclinée distalement et des denticules relativement très développés.

#### Discussion:

Par sa morphologie générale cette espèce se rapproche beaucoup de l'espèce actuelle *Carcharias taurus* ainsi que de l'espèce fossile *C. acutissima* AGASSIZ, 1843,

largement répandue dans les sédiments de l'Oligocène et du Mio-Pliocène. C'est en tout cas la plus ancienne espèce de morphologie moderne, se plaçant sans aucun doute dans l'ascendance directe de l'actuel *C. taurus*. Les différences étant ténues entre cette espèce éocène et ses descendants, il semble préférable pour l'instant de la laisser en nomenclature ouverte.

Certaines dents latérales, surtout inférieures, pourraient être confondues avec celles de *Brachycarcharias lerichei*; elles s'en distinguent toutefois par leur denticules latéraux relativement plus réduits ainsi que par leur racine plus saillante au niveau de la protubérance linguale, et à lobes plus effilés à leur extrémité.

Il est vraiment étonnant que cette espèce, bien que relativement fréquente dans le Lutétien de Belgique et d'Angleterre (KEMP *et al.*, 1990), soit totalement passée inaperçue aux yeux des anciens auteurs. Il est certain que LERICHE et CASIER ont eu en mains ce type de dents, les anciennes collections de l'IRSNB en renfermant un nombre important. Il est vraisemblable que ces dents ont été systématiquement attribuées à *C. hopei*, espèce souvent citée par ces auteurs, mais qu'ils n'ont jamais figurée ou clairement décrite.

#### Genre *Brachycarcharias* nov.

**Espèce-type:** *Lamna lerichei* CASIER, 1946

**Derivatio nominis:** du Grec *brachus*: court et *carcharias*: requin. Allusion aux lobes courts des racines des dents antérieures.

**Diagnose:** Odontaspidae caractérisé par des dents antérieures à cuspide triangulaire pas très haute, diminuant régulièrement de largeur vers l'apex, juste après sa base, de profil très peu sigmoïdal, avec une à deux paires (suivant les espèces) de denticules hauts et droits; racine à lobes assez écartés, larges et peu allongés, dont le contour basilaire dessine une large concavité. Dents latérales inférieures symétriques, à cuspide droite flanquée de un à trois paires de denticules suivant les espèces. Dents supérieures à cuspide triangulaire inclinée distalement, avec deux paires de denticules dont les principaux sont larges et triangulaires. Plis linguaux présents et même souvent très marqués sur les dents antérieures, s'estompant et pouvant même disparaître sur les dents latérales, surtout supérieures.

#### *Brachycarcharias lerichei* (CASIER, 1946) (Pl. 2)

- 1899 — *Lamna vincenti* (WINKLER); WOODWARD, p. 10, pl. 1, fig. 21-22.
- 1905 — *Lamna vincenti* (WINKLER); LERICHE, p. 125, pl. 6, fig. 36-51.
- 1906 — *Lamna vincenti* (WINKLER); LERICHE, p. 216, pl. 6, fig. 36-51.
- 1908 — *Lamna vincenti* (WINKLER); LERICHE, p. 10, pl. 1, fig. 6-8.

- 1922 — *Lamna vincenti* (WINKLER); LERICHE, p. 183, pl. 8, fig. 9-14.
- 1946 — *Lamna lerichei* CASIER, p. 80, pl. 2, fig. 7a-b.
- 1952 — *Odontaspis vincenti* (WINKLER); ARAMBOURG, p. 85, fig. 19 (*partim*).
- 1970 — *Odontaspis substriata* mut. *atlasi* ARAMBOURG; NOLF, p. 116, pl. 2, fig. 9-12.
- 1972 — *Odontaspis atlasi* ARAMBOURG; NOLF, p. 115, pl. 1, fig. 4-6.
- 1978 — *Odontaspis atlasi* ARAMBOURG; TAVERNE & NOLF, p. 131, p. 132, fig. 6a.
- 1986 — *Lamna lerichei* CASIER; NOLF, pl. 30, fig. 2-11 (non 12-13).
- 1988 — *Lamna lerichei* CASIER; NOLF, pl. 30, fig. 2-11 (non 12-13).
- 1990 — *Lamna lerichei* CASIER; KEMP *et al.*, p. 9, pl. 3, fig. 9-10.
- 1995 — "*Carcharias*" *vincenti* (WINKLER); BAUT & GENAULT, p. 201, pl. 5, fig. 3-4.

**Description:** Les dents antérieures (Pl. 2, Fig. 1) ont une cuspide droite, assez effilée, de profil subrectiligne. Les tranchants s'interrompent souvent à la base de la cuspide. Sa face linguale est transversalement bombée et porte des plis ténus surtout nets à sa base. Des plis très fins et peu flexueux peuvent monter sur les deux-tiers de la face. La face labiale surplombe la racine par un bourrelet peu saillant. Il y a une paire de denticules latéraux bien détachés de la cuspide, assez hauts et droits. La racine est peu élevée avec des lobes assez écartés, peu longs et à extrémités arrondies. La protubérance linguale est bien marquée avec un sillon net. Le bord basilaire de la racine est régulièrement arrondi en vue linguale (ou labiale).

Une dent probablement de la première file latérale supérieure (Pl. 2, Fig. 7) est dissymétrique, avec une cuspide large et légèrement inclinée distalement; le tranchant mésial est oblique et rectiligne; le distal est plus vertical et de contour plus sigmoïde. La racine est également dissymétrique, avec un lobe mésial plus long que le distal. Il n'y a qu'une paire de denticules larges et triangulaires.

Les dents inférieures un peu plus latérales (Pl. 2, Fig. 2-6) ont une morphologie voisine, avec une racine à lobes plus écartés et à extrémités latérales plus plates. Certaines dents latéro-antérieures inférieures (Pl. 2, Fig. 3, 6) montrent des denticules latéraux dédoublés; la paire principale est de grande taille, triangulaire, divergente, alors que la paire secondaire est de très petite taille. Dans les files plus latérales, les lobes de la racine s'étalent et le bord basilaire devient médianement anguleux (Pl. 2, Fig. 6). Les dents inférieures des files plus latérales présentent une cuspide légèrement inclinée distalement et le bord distal de la racine devient subvertical.

Les dents latérales supérieures de position plutôt antérieure (Pl. 2, Fig. 9) ont une cuspide triangulaire assez large et légèrement inclinée distalement. La cuspide est très aplatie labio-lingualement avec une légère dépression médio-labiale. Les denticules latéraux sont au nombre de deux paires avec une paire principale triangulaire,



large et une paire secondaire beaucoup plus réduite. Le contact du tranchant de la cuspidé avec celui du denticule principal est marqué par une nette encoche. La racine est bien étalée transversalement, avec un bord basilaire largement échancré. Dans les files plus latérales, la cuspidé diminue de hauteur et s'incline davantage vers la commissure. Le tranchant mésial devient très oblique et légèrement convexe; le distal est nettement concave. Sur certaines dents un troisième denticule peut apparaître distalement (Pl. 2, Fig. 12), alors que sur d'autres, le denticule secondaire mésial (Pl. 2, Fig. 10) ou distal (Pl. 2, Fig. 13) peut disparaître.

### Discussion:

Si l'on considère la denture des Odontaspidae actuels, il est évident que l'espèce *lerichei* ne correspond parfaitement à aucun des deux genres *Carcharias* et *Odontaspis*. Bien qu'elle se rapproche davantage du premier, elle s'en écarte toutefois par la morphologie de ses dents antérieures à cuspidé relativement plus courte, de profil non sigmoïde, et à racine relativement moins importante et à lobes toujours plus courts et plus écartés. Cette lignée est répandue dans la plupart des gisements éocènes et même paléocènes d'Europe, d'Amérique du Nord et d'Afrique du Nord. Au Maroc par exemple, on la rencontre du Danien (avec "*Odontaspis substriata*", sensu ARAMBOURG, 1952) au sommet de l'Yprésien (avec "*O. vincenti*", sensu ARAMBOURG, 1952, en passant par l'espèce "*O. substriata* mut. *atlas*" ARAMBOURG, 1952). On la retrouve jusque dans le Lutétien du Togo (observ. HC). Du Danien au Lutétien, on constate une augmentation de la taille des dents et une diminution du nombre des denticules (ceci étant particulièrement net entre le Danien et le Thanétien); en même temps, les plis de la face linguale de la cuspidé tendent à s'estomper et même à disparaître sur certaines dents, en particulier les latérales supérieures.

Les dents de cette espèce étaient classiquement attribuées à *Lamna vincenti* (WINKLER) et ce n'est qu'à partir de la révision de CASIER que le statut de cette espèce s'est trouvé clarifié, grâce à la figuration d'une dent antérieure et d'une dent latérale (1946, pl. 2, fig. 7a-b). Toutefois, ARAMBOURG a ultérieurement attribué à *Lamna vincenti* des dents de l'Yprésien du Bassin de Londres (1952, p. 85, fig. 19) qui correspondent partiellement à *Brachycarcharias lerichei*; en effet, la série figurée par cet auteur n'est pas homogène et seules les dents latérales supérieures appartiennent incontestablement à *Brachycarcharias lerichei*.

En 1899 WOODWARD a figuré deux dents qu'il a attribuées à *Lamna vincenti* (WINKLER); la première est une dent latérale inférieure de l'Eocène moyen (Pl. 1, Fig. 21) qui pourrait être une dent latérale d'*Isurolamna affinis*. La seconde est une dent latérale supérieure de l'Eocène inférieur (Pl. 1, Fig. 22) qui correspond parfaitement à *Brachycarcharias lerichei*.

En 1901, LERICHE a figuré, sous le nom de *Lamna vincenti* (p. 159, pl. 5, fig. 16), une dent provenant du "Montien" du Mont-Aimé, près de Vertus (Marne). Il est

certain que cette dent n'appartient pas à cette espèce, une détermination plus précise restant toutefois difficile.

En 1935, ARAMBOURG a figuré sous le nom de *Lamna vincenti* (WINKLER) trois dents (pl. XX, fig. 2-4) des phosphates du Bassin des Ouled Abdoun (Maroc). Il n'a malheureusement pas indiqué la provenance stratigraphique précise des dents figurées, sachant qu'il signale cette espèce dans les couches 0, I et II, c'est-à-dire du Danien à l'Yprésien. En 1952, le même auteur met ces dents, au moins partiellement (fig. 2 et 4), en synonymie de sa nouvelle "mutation": *Odontaspis substriata atlas* nov. mut. Cette "mutation" a été considérée comme une espèce à part entière, *Carcharias atlas*, par NOUBHANI & CAPPETTA, 1997. Cette espèce, qui doit désormais être rangée dans le genre *Brachycarcharias*, apparaît très proche de *B. lerichei* mais semble toutefois pouvoir s'en distinguer. Seule une étude détaillée des Lamniformes marocains (travail en cours, HC) permettra de répondre à cette question.

En fait, les dents antérieures de *B. lerichei* récoltées en Europe ont été habituellement interprétées comme des dents de *B. atlas* (NOLF, 1970, 1972; TAVERNE & NOLF, 1978).

Deux exemplaires de la série des dents attribuées par NOLF (1986, 1988) à *Lamna lerichei* s'éloignent sensiblement de la denture de cette espèce. Il s'agit des figures 12 et 13 de sa planche 30. Par leur morphologie générale, en particulier l'allure quadrangulaire de la racine avec des bords latéraux verticaux et l'absence de sillon à la face linguale de la racine, ces exemplaires se rapprochent plus vraisemblablement de dents latérales d'*Isurolamna affinis* (CASIER, 1946).

Certaines dents latérales de *Brachycarcharias lerichei*, en particulier supérieures, peuvent ressembler à des dents d'*Hypotodus verticalis*. Elles s'en distinguent cependant par leurs denticules latéraux plus larges, souvent dédoublés et surtout divergents, alors qu'ils sont généralement convergents chez *H. verticalis*, ainsi que par un profil beaucoup plus rectiligne.

Genre *Glueckmanotodus* ZHELEZKO in  
ZHELEZKO & KOZLOV, 1999

Espèce-type: *Odontaspis* (*Synodontaspis*) *heinzlini*  
CASIER, 1967

*Glueckmanotodus heinzlini* (CASIER, 1967)  
(Pl. 3)

- 1962 — *Odontaspis robusta* LERICHE; GURR, p. 425, pl. 19, fig. 5-7 et 9 (fig. 8?).
- 1962 — *Lamna verticalis* AG.; GURR, p. 427, pl. 20, fig. 4-5.
- 1967 — *Odontaspis* (*Synodontaspis*) *heinzlini* CASIER, p. 24, pl. 6, fig. 14-17 &? fig. 18.
- 1967 — *Odontaspis* (*Synodontaspis*) *hopei* AGASSIZ; CASIER, p. 23, pl. 6, fig. 10-11.
- 1986 — *Hypotodus heinzlini* (CASIER); NOLF, p. 96, pl. 22, fig. 9-11.

- 1988 — *Carcharias hopei* AGASSIZ; WARD, p. 1, pl. 2, fig. 18-21 (non fig. 1-17).  
 1988 — *Hypotodus heinzeli* (CASIER); NOLF, p. 100, pl. 22, fig. 9-11.  
 1995 — *Jaekelotodus heinzeli* (CASIER); BAUT & GENAULT, p. 197, pl. 4, fig. 3-4.  
 1995 — *Palaeohypotodus rutoti* (WINKLER, 1874); BAUT & GENAULT, p. 198, pl. 4, fig. 7 (non fig. 6).  
 1995 — *Carcharias hopei* AGASSIZ; BAUT & GENAULT, p. 200, pl. 4, fig. 10-11.  
 1999 — *Glueckmanotodus heinzeli* (CASIER); ZHELEZKO & KOZLOV, p. 114, pl. 3, fig. 1-6, pl. 41, fig. 3-9.

**Description:** Les dents antérieures (Pl. 3, Fig. 1) se caractérisent par une cuspide haute, assez trapue à la base, et une racine à lobes assez longs et rapprochés.

En vue de profil, la cuspide montre une torsion nette de sa partie apicale mais n'est pas de forme très sigmoïde. Sa face linguale est convexe et lisse. Sa face labiale est pratiquement plate; sa région inférieure est déprimée médianement, avec une limite de l'émail très anguleuse. Les denticules latéraux, au nombre d'une paire, sont bien différenciés, assez acérés et incurvés lingualement, mais peu hauts. Les lobes de la racine sont longs et plutôt massifs, séparés par une encoche profonde et arrondie. Les tranchants atteignent la base de la cuspide.

Certaines dents inférieures montrent une face labiale très étroite permettant de voir la naissance de la face linguale, en vue labiale (Pl. 3, Fig. 1a).

Une dent inférieure, probablement de la deuxième file (Pl. 3, Fig. 2), est nettement dissymétrique, avec une racine à lobes effilés, le mésial étant plus long que le distal. Cette dent est d'ailleurs un peu anormale et présente un apex un peu tordu.

Les dents latérales inférieures sont symétriques, avec une couronne triangulaire peu épaisse et une racine à lobes assez longs et peu divergents (pas plus de 90°). Les denticules sont courts.

Sur les dents inférieures autres que les antérieures, la cuspide présente un élargissement assez net avant sa base, aussi bien sur les files latéro-antérieures (Pl. 3, Fig. 3) que sur les files plus latérales (Pl. 3, Fig. 8).

Les dents supérieures (Pl. 3, Fig. 9-10) montrent une cuspide nettement inclinée distalement, avec une racine à lobes plus écartés et moins longs que sur les dents inférieures. Sur certaines dents très latérales, on peut observer de petits plis verticaux dans la région médiane de la base de la cuspide (Pl. 3, Fig. 10b).

Les dents postérieures (Pl. 3, Fig. 11) sont de petite taille, avec une couronne basse à cuspide triangulaire, large, déjetée distalement. Le tranchant mésial est généralement entier, très oblique, légèrement convexe ou rectiligne, sans denticule latéral à sa base. Le distal est beaucoup plus court et séparé par une encoche profonde du denticule distal qui est bas, large et dissymétrique; il peut exister un deuxième denticule distal très réduit. La racine est relativement haute, avec des lobes assez effilés et un bord basilaire fortement concave. La protubérance linguale est bien marquée avec un sillon axial net.

## Discussion:

En 1908, LERICHE a figuré toute une série de dents du Paléocène du Bassin de Paris sous le nom d'*Odontaspis cuspidata* mut. *hopei* AG.; d'après leur morphologie, ces dents sont tout à fait comparables à celles de *G. heinzeli*.

En 1962, GURR a attribué à *Odontaspis robusta* des dents qui par leur morphologie, peuvent être rapprochées de *G. heinzeli*, en dehors peut-être de la dent de la figure 8 qui pourrait correspondre à *Jaekelotodus robustus*. Les deux dents qu'il a figurées sous le nom de *Lamna verticalis* correspondent quant à elles à des dents des files latérales inférieures de *G. heinzeli*.

En 1988, WARD a figuré quatre dents de *G. heinzeli* (pl. 2, fig. 18-21), provenant du Paléocène supérieur de Herne Bay, Kent (Grande-Bretagne), sous le nom de *Carcharias hopei*.

En 1995, BAUT & GENAULT ont figuré un certain nombre de dents de cette espèce en provenance du Thanétien du Bassin de Paris (France). Certaines ont été décrites sous le nom de *Jaekelotodus heinzeli*, une autre sous le nom de *Palaeohypotodus rutoti*, les dernières enfin comme *Carcharias hopei* (voir la synonymie pour le détail de la figuration), ce seul exemple suffisant à démontrer la confusion qui règne encore au sein des Odontaspidae paléogènes.

En 1999, ZHELEZKO in ZHELEZKO & KOZLOV a introduit le nouveau genre *Glueckmanotodus*, le séparant à juste titre des autres Odontaspidae. En dehors de l'espèce type, le genre comprend deux autres espèces: *G. karatauensis* ZHELEZKO in ZHELEZKO & KOZLOV, 1999, du Danien du Kazakhstan et *G. kamyshinensis* ZHELEZKO in ZHELEZKO & KOZLOV, 1999, du Sélandien de la région de Volgograd (Russie).

Bien que souvent considérée comme synonyme d'*Hypotodus verticalis* (= *C. hopei* sensu WARD, 1988), l'espèce *G. heinzeli* présente des caractères dentaires qui permettent de la distinguer sans problème. C'est surtout au niveau des files antérieures que les dents des deux espèces présentent les différences les plus marquées:

Chez *G. heinzeli*:

- sur les dents des files antérieures, les tranchants de la cuspide atteignent sa base, alors que ce n'est jamais le cas chez *H. verticalis*.
- sur ces mêmes dents, la base de la face labiale de la couronne est nettement déprimée alors qu'elle est assez fortement convexe chez *H. verticalis*.
- de plus, au niveau des files latérales, les dents supérieures de *G. heinzeli* sont plus épaisses, avec des denticules relativement plus petits et une racine à bord basilaire plus nettement concave.

Chez *G. heinzeli* de plus, on rencontre assez peu de dents rappelant le "type *verticalis*", sans être toutefois identique, alors que ce type morphologique est assez fréquent chez *Hypotodus verticalis*. C'est au niveau de ces dents que les deux genres présentent le plus de ressemblances. Chez *G. heinzeli* toutefois, les denticules

latéraux sont relativement plus petits et beaucoup moins nettement détachés de la base de la cuspide qui reste plus épaisse; de plus, la cuspide est plus large à sa base.

Genre *Hypotodus* JAEKEL, 1895

Espèce-type: *Lamna (Odontaspis) verticalis* AGASSIZ, 1843

*Hypotodus verticalis* (AGASSIZ, 1843)  
(Pl. 4)

Pour la synonymie, voir WARD, 1988, en supprimant de sa liste les références concernant les espèces *Jaekelotodus robustus* (LERICHE, 1921) et *Glueckmanotodus heinzlini* (CASIER, 1966).

- 1843 — ? *Lamna (Odontaspis) hopei*, AGASSIZ, p. 293, pl. 37a, fig. 28 et 30, non fig. 27 et 29.
- 1843 — *Lamna (Odontaspis) verticalis*, AGASSIZ, p. 294, pl. 37a, fig. 31-? 32.
- 1874 — *Otodus vincenti* WINKLER, p. 11, fig. 9-10.
- 1908 — *Lamna verticalis*, AG.; LERICHE, p. 11, pl. 1, fig. 11 (non fig. 10).
- 1946 — *Odontaspis verticalis* (AG.); CASIER, p. 70, pl. 2, fig. 9 a-d.
- 1946 — *Odontaspis hopei* (AG.) *affinis* CASIER, p. 64, pl. 2, fig. 11 a (non 11 b-c).
- 1986 — *Synodontaspis hopei* (AG.); NOLF, pl. 25, fig. 8 (non fig. 1-7, 9-15).
- 1986 — *Hypotodus verticalis* (AG.); NOLF, pl. 29, fig. 3-7.
- 1987 — *Hypotodus verticalis* (AG.); CAPPETTA, p. 87, fig. 78 D-F.
- 1988 — *Synodontaspis hopei* (AG.); NOLF, pl. 25, fig. 8 (non fig. 1-7, 9-15).
- 1988 — *Hypotodus verticalis* (AG.); NOLF, pl. 29, fig. 3-7.
- 1988 — *Carcharias hopei* (AG.); WARD, p. 1, pl. 2, fig. 1-17 (non 18-21), p. 6, text-fig. 2.
- 1990 — *Carcharias hopei* (AG.); KEMP *et al.*, p. 8, pl. 8, fig. 1-3.

**Description:** Les dents antérieures (Pl. 4, Fig. 1) sont hautes, avec une cuspide assez nettement triangulaire en vue linguale (ou labiale) et une racine à lobes longs, rapprochés et effilés à leurs extrémités. La face linguale de la cuspide est très bombée transversalement et complètement lisse. La face labiale est également assez convexe surtout à sa base. Les tranchants sont saillants mais n'atteignent pas la base de la cuspide qui présente une section presque circulaire. La limite labiale de l'émail est peu échancrée. Il y a une paire de denticules acérés mais très courts, s'infléchissant vers la cuspide.

Les dents des files latérales inférieures, mais surtout les plus antérieures de la série latérale (Pl. 4, Fig. 2-3), présentent une cuspide de forme triangulaire, assez large à la base et peu épaisse. Les tranchants sont pratiquement rectilignes et atteignent la base de la cuspide. Les denticules latéraux sont peu hauts, droits et assez larges. La racine est massive avec des lobes assez rapprochés et à extrémités effilées.

Les dents supérieures (Pl. 4, Fig. 6-8) sont nettement plus étalées transversalement avec une cuspide triangulaire inclinée distalement et une échancrure basilaire très ouverte. Les denticules s'élargissent également et s'infléchissent plus ou moins vers la cuspide suivant la position de la dent sur la mâchoire. Les lobes de la racine, qui n'est pas très épaisse, sont très écartés, avec une échancrure basilaire arrondie médianement. Sur certaines dents latérales ou très latérales, il peut y avoir dédoublement d'un denticule côté mésial (Pl. 4, Fig. 8) ou côté distal (Pl. 4, Fig. 6).

#### Discussion:

Les dents des files latéro-antérieures inférieures de cette espèce ont une morphologie très particulière (que nous avons appelée plus haut "type *verticalis*") et c'est d'ailleurs sur ce type de dents qu'AGASSIZ avait fondé l'espèce *verticalis*. Ce type étant assez fréquent dans les associations renfermant cette espèce, on peut penser qu'une grande partie des files de la denture inférieure présentait cette morphologie, comme cela peut d'ailleurs s'observer sur le fragment de mâchoire figuré par WOODWARD (1899) et plus récemment par WARD (1988). Sur les files plus latérales inférieures, on peut supposer que les dents possédaient une cuspide plus ou moins fortement inclinée distalement en fonction de la position. En effet, on ne rencontre pas de dents plus ou moins symétriques, étalées transversalement et à cuspide droite, comme par exemple chez *Carcharias taurus*.

Dans un travail de révision concernant quelques Odontaspidae de l'Eocène d'Europe, WARD (1988) a proposé de regrouper un certain nombre d'espèces: *hopei* AGASSIZ, 1843, *verticalis* AGASSIZ, 1843, *vincenti* WINKLER, 1874, *robusta* LERICHE, 1921 et *heinzlini* CASIER, 1966, sous l'appellation de *Carcharias hopei* (AGASSIZ, 1843) nov. comb., considérant que ces diverses appellations recouvraient une seule et même espèce. Après examen d'un grand nombre de dents d'Odontaspidae de l'Eocène, incluant les types décrits en particulier en Belgique, ce regroupement nous a paru abusif et discutable.

La série-type, figurée par AGASSIZ sous le nom de *Lamna (Odontaspis) hopei* (1843, pl. 37a, fig. 27-30), en provenance de Sheppey, Grande-Bretagne, est visiblement hétérogène. La figure 27 représente une dent antérieure d'Odontaspidae avec un denticule marginal bien développé et surtout montrant une cuspide à tranchants nets semblant atteindre la base de la couronne, autant que l'on puisse en juger d'après le dessin. Ce seul caractère permet d'éloigner immédiatement cette dent des dents antérieures de l'espèce *verticalis*. La figure 28 représente une dent de la troisième ou quatrième file inférieure, peu caractéristique au niveau spécifique. La figure 29 est une dent antérieure, probablement inférieure, à cuspide assez massive et épaisse, peu élancée et à denticules hauts et acérés; d'après sa morphologie, cette dent pourrait être attribuée à *Jaekelotodus robustus*. La figure 30, quant à elle, correspond à une dent antérieure incomplète d'un individu juvénile dont l'attribution spécifique et même générique est problématique.



AGASSIZ a également figuré de Sheppey deux dents qu'il a attribuées à une espèce distincte nommée *Lamna* (*Odontaspis*) *verticalis* (p. 294, pl. 37a, fig. 31-32). En 1895, JAEKEL a créé le genre *Hypotodus* sur la base des deux dents figurées par Agassiz sous le nom de *Lamna* (*Odontaspis*) *verticalis*. La dent de la figure 31, correspondant à l'une des premières files latérales inférieures, est tout à fait caractéristique de ce genre et ne peut être confondue avec aucune autre espèce. La figure 32, correspondant peut-être à la troisième file latérale inférieure, est plus difficile à interpréter et pourrait être attribuée à *Jaekelotodus robustus*.

En 1874, WINKLER (p. 11, fig. 9-10) a figuré sous le nom de *Otodus vincenti* deux dents de la collection Vincent, sur un lot de 11 dents récoltées dans le Bruxellien de Woluwe-Saint-Lambert et d'Uccle, en Belgique; l'auteur n'a pas précisé duquel de ces gisements provenaient les pièces figurées. En 1905 et 1906, LERICHE a refiguré ces deux dents dans une série qu'il a nommée *Lamna verticalis* et que nous jugeons être une série homogène. A noter d'ailleurs que l'une des dents, complète sur la planche de WINKLER (fig. 9) est légèrement endommagée au niveau de la racine sur la planche de LERICHE (pl. 6, fig. 27).

En 1899, WOODWARD a figuré (pl. 1, fig. 12) un fragment de dentition conservée dans un nodule récolté à Sheppey, sous le nom d'*Odontaspis cuspidata* AG., 1843, espèce décrite par AGASSIZ du Miocène de Suisse. WOODWARD considèrerait qu'*Odontaspis hopei* était indistinguable d'*Odontaspis cuspidata*.

En 1931, WHITE a traité rapidement de l'espèce *hopei*. Il en a figuré trois dents en provenance des Oldhaven Beds d'Angleterre sous le nom de *Odontaspis* (*Synodontaspis*) *cuspidata* praemut. *hopei* AG. Par leur morphologie, ces dents, qui ne constituent d'ailleurs pas une série homogène, ne sont pas vraiment comparables aux dents antérieures d'*Hypotodus verticalis*. De plus, il faut noter que le gisement dont elles proviennent est un peu plus ancien que les gisements du London Clay de Sheppey.

En 1946, CASIER a créé une variété, nouvelle, d'*Odontaspis hopei*, nommée *affinis*; le matériel type de cette variété est en fait hétérogène. Le paratype (= plésiotype de CASIER), une dent antérieure d'assez grande taille (1946, pl. 2, fig. 11 a), correspond à une dent latéro-antérieure inférieure de l'espèce *verticalis*. L'holotype par contre (pl. 2, fig. 11 b-c) appartient à une espèce bien différente de lamniforme attribuée depuis au genre *Isurolamna* (voir CAPPETTA, 1976).

En 1962, GURR désigna le fragment de dentition précédemment figuré par WOODWARD (1899) comme néotype d'*Odontaspis* (*Synodontaspis*) *hopei* AG., les spécimens types étant considérés comme perdus. Il est évident que GURR s'est appuyé sur la morphologie des dents antérieures de ce fragment de dentition pour considérer qu'il s'agissait de la même espèce que les dents figurées par AGASSIZ sous le nom de *Lamna* (*Odontaspis*) *hopei*. Or, sur la seule base des figures d'AGASSIZ, il n'est pas possible d'affirmer avec certitude que les dents antérieures de ce fragment de dentition et les dents isolées figu-

rées par AGASSIZ appartiennent à une seule et même espèce. On ne peut voir en particulier, sur les figurations d'AGASSIZ, le principal caractère morphologique de ces dents antérieures, à savoir la nette interruption des tranchants de la cuspide bien avant sa base.

Dans le même travail, GURR a désigné une des dents qu'il a figurées en provenance de Herne Bay (p. 427, pl. 20, fig. 4) comme néotype de *Lamna verticalis*, considérant que les types d'AGASSIZ, qui ne pouvaient être localisés dans une collection, étaient perdus, ce qui reste d'ailleurs à démontrer. La désignation d'un néotype dans ces conditions n'obéit pas aux recommandations du Code International de Nomenclature Zoologique qui stipule que le néotype doit provenir de la même localité et des mêmes niveaux que les spécimens types d'origine, qui eux provenaient de l'Yprésien de Sheppey. Il n'y avait d'ailleurs aucun besoin d'indiquer un néotype pour ce taxon parfaitement reconnaissable sur l'iconographie de la planche 37A, figure 31 d'AGASSIZ.

La faune de Herne Bay décrite par GURR, provenant des Woolwich Bottom Beds (p. 420) était considérée comme d'âge sparnacien par cet auteur (p. 445). Or, sur la base de l'association faunique du gisement (*Notidanodon loozi*, *Glueckmanotodus heinzeli*, *Palaeohypotodus rutoti*, *Palaeogaleus vincenti*, *Megasqualus orpiensis*), il est évident qu'une partie au moins de cette faune est d'âge paléocène et non éocène inférieur comme le pensait GURR. De plus, comme nous l'avons vu plus haut, les dents attribuées par GURR à *Lamna verticalis* sont plus vraisemblablement des dents de *Glueckmanotodus heinzeli*, ce qui est plus en accord avec un âge paléocène.

En 1987, CAPPETTA a considéré le genre *Hypotodus* comme valide en préconisant de restreindre son utilisation à la seule espèce type. A ce moment-là toutefois, la denture de ce genre était loin d'être bien connue et se limitait aux seules dents latéro-antérieures inférieures.

En 1988, WARD a repris l'étude du néotype désigné par GURR, fournissant une illustration satisfaisante de cette pièce; cet auteur a complété la figuration de l'espèce par du matériel isolé provenant essentiellement de Sheppey. Il faut toutefois préciser que certaines des dents illustrées sous le nom de *Carcharias hopei* (pl. 2, fig. 18-21) en provenance du Paléocène supérieur de Herne Bay, appartiennent en réalité à *Glueckmanotodus heinzeli* (CASIER, 1967) et non à *C. hopei*.

La dent antérieure figurée par NOLF sous le nom de *Synodontaspis hopei* (1986, 1988, pl. 25, fig. 8) est tout à fait typique de l'espèce *Hypotodus verticalis* telle qu'elle est redéfinie dans le présent travail, et correspond à un individu de grande taille; par contre, les autres dents attribuées par cet auteur à l'espèce *hopei* (pl. 25, fig. 1-7, 9-15) représentent une espèce différente, décrite plus haut sous le nom de *Carcharias* sp.

Il découle de toutes ces observations et remarques que l'espèce *hopei*, établie sur des dents antérieures dont l'interprétation prête à confusion, peut difficilement être utilisée, sur la base de la révision qui en a été faite par WARD (1988). Par contre, l'espèce *verticalis*, reconnais-

sable sans ambiguïté sur la figure d'Agassiz (1843, pl. 37A, fig. 31), présente une morphologie dentaire tout à fait caractéristique permettant de la distinguer aisément des autres espèces. Ce specimen est indiqué ici comme lectotype.

Nous proposons donc de rétablir l'espèce *verticalis*, au profit de l'espèce *hopei*, et ceci pour éviter toute ambiguïté. Le fragment de dentition figuré par WOODWARD (1899) et par WARD (1988), indiqué comme néotype d'*Odontaspis* (*Synodontaspis*) *hopei* par GURR (1962), ne démontre que la synonymie de ce taxon avec l'espèce *verticalis*; il n'y a aucune raison d'avoir recours à un néotype pour définir une espèce quand celle-ci est parfaitement définie par une figure originale (pl. 37a, fig. 31) du travail d'AGASSIZ.

Pour toute clarté il faut préciser encore qu'en 1883, DAMES a signalé la présence de *Lamna* (*Odontaspis*) *verticalis* dans l'Eocène supérieur du Fayum, Egypte. L'une des pièces figurées (pl. 3, fig. 8) correspond à une dent latérale inférieure de *Cretolamna twiggensis* CASE, 1981; les deux autres (pl. 3, fig. 9-10) sont des dents d'*Abdounia* sp.

Par contre, le statut générique de l'espèce *verticalis* peut être discuté. En effet, la denture de cet Odontaspididae présente des particularités qui l'éloignent sensiblement des espèces actuelles (*Carcharias taurus*, *Odontaspis ferox* et "*O.*" *noronhai*). Les principales différences portent sur la morphologie très particulière des dents latéro-antérieures inférieures, mais également des dents latérales supérieures à cuspide large et très inclinée distalement et à denticules larges et bas. Il en résulte que l'espèce *verticalis* ne peut être attribuée à aucun des genres actuels. Le genre fossile *Hypotodus* a été défini par JAEKEL sur la base des dents figurées par AGASSIZ (1843, pl. 37a, fig. 31, 32) sous le nom de *Lamna verticalis* et présentant cette morphologie très caractéristique. Nous confirmons donc la validité du genre *Hypotodus*, comme cela avait déjà été proposé par CAPETTA (1987).

Une sous-espèce de l'Yprésien du Maroc, nommée à l'origine *Odontaspis hopei* subsp. *atlantica* par ARAMBOURG (1952, p. 67, pl. 7, fig. 7-25) peut probablement être rattachée au genre *Hypotodus*. La série figurée par ARAMBOURG est toutefois hétérogène et seule une partie des dents pourra être attribuée à ce genre. ARAMBOURG n'a toutefois pas désigné de spécimen type; seule une révision détaillée de cette espèce permettra de clarifier la situation de ce taxon que l'on peut nommer provisoirement *Hypotodus atlanticus* (ARAMBOURG, 1952).

#### Genre *Jaekelotodus* MENNER, 1928

Espèce-type: *Hypotodus trigonalis* JAEKEL, 1895 (non *Hypotodus verticalis* JAEKEL, 1895, comme indiqué par erreur in ZHELEZKO & KOZLOV, 1999, p. 109).

Dans ce genre, les dents antérieures présentent une cuspide assez large à sa base, triangulaire, diminuant

régulièrement de largeur vers l'apex, de profil non sigmoïdal. La face linguale est convexe et lisse, la labiale beaucoup plus plate, avec une nette dépression médiane triangulaire à sa base. Il y a une à deux paires de denticules latéraux assez hauts et acérés, au moins pour la paire proximale, suivant les espèces. La racine est massive, avec une forte protubérance linguale et un sillon axial net. Les lobes sont longs, à extrémités arrondies et assez écartés. Les dents latérales ont une large cuspide triangulaire à tranchant mésial convexe et distal concave. Les lobes de la racine s'étalent transversalement et l'échancrure basilaire est concave et peu profonde. Il y a une à deux paires de denticules suivant les espèces, avec parfois apparition de petites dentelures accessoires à la naissance des tranchants de la cuspide.

Le genre *Jaekelotodus* a été attribué par GLÜCKMAN (1964) à une nouvelle famille, les Jaekelodontidae dans laquelle il rangeait les genres *Palaeohypotodus* GLÜCKMAN, 1964, *Hypotodus* JAEKEL, 1895, *Jaekelotodus* MENNER, 1928 et *Anotodus* LE HON, 1871. En 1999, ZHELEZKO & KOZLOV y ont rajouté les genres *Eostriatolamia* GLÜCKMAN, 1979, *Glueckmanotodus* ZHELEZKO in ZHELEZKO & KOZLOV, 1999, *Mennerotodus* ZHELEZKO, 1989, ainsi que *Borealotodus* et *Tobolamna* ZHELEZKO in ZHELEZKO & KOZLOV, 1999.

Sans entrer dans une discussion détaillée, il est bien évident que ces genres, dont la validité est discutable pour certains, n'ont pas de relations phylétiques directes et ne peuvent donc pas être inclus dans une seule et même famille. Le genre *Jaekelotodus* est très vraisemblablement le type de la famille des Jaekelodontidae, dans l'esprit de GLÜCKMAN. L'examen de nombreuses dents de *Jaekelotodus*, en particulier du Kazakhstan, ne fait pas apparaître de caractères particuliers au niveau de la morphologie dentaire et de la denture en général, par rapport à ce que l'on peut observer chez les Odontaspididae. Le genre *Jaekelotodus* possède en particulier des dents parasymphysaires, tout comme les *Carcharias* ou les *Odontaspis*, et aucune particularité dentaire ne permet de les séparer des Odontaspididae. Pour ces raisons, nous continuons à considérer la famille des Jaekelodontidae comme synonyme des Odontaspididae (voir CAPETTA, 1987, p. 86).

#### *Jaekelotodus robustus* (LERICHE, 1921) (Pl. 5)

- 1905 — *Odontaspis crassidens* AGASSIZ; LERICHE, p. 120, pl. 6, fig. 13-19.
- 1906 — *Odontaspis crassidens* AGASSIZ; LERICHE, p. 210, pl. 9, fig. 13-19.
- 1921 — *Odontaspis robusta* LERICHE, p. 117 (nom seulement).
- 1931 — *Odontaspis* (*Synodontaspis*) *robusta* LERICHE; WHITE, p. 62, p. 64, fig. 75-79.
- 1946 — *Odontaspis* (*Synodontaspis*) *robusta* LERICHE; CASIER, p. 68, pl. 2, fig. 8a-b.
- 1959 — *Odontaspis* (*Synodontaspis*) *robusta* LERICHE; DARTEVELLE & CASIER, p. 289, pl. 25, fig. 5-8, 12.

- 1966 — *Odontaspis* (*Synodontaspis*) *robusta* LERICHE; CASIER, p. 71, pl. 4, fig. 9-12.  
 1986 — *Hypotodus robustus* (LERICHE); NOLF, pl. 28, fig. 1-6.  
 1988 — *Hypotodus robustus* (LERICHE); NOLF, pl. 28, fig. 1-6.  
 1990 — *Jaekelotodus trigonalis* (JAEKEL); KEMP *et al.*, p. 9, pl. 4, fig. 7-10 (non fig. 4-6).

**Description:** Cette espèce a été décrite en détail par LERICHE, 1905, sous le nom d' *Odontaspis crassidens* AGASSIZ.

Les dents sont dans l'ensemble assez trapues. Les dents antérieures (Pl. 5, Fig. 1) présentent une cuspidé triangulaire et large, à face labiale déprimée médio-basale. Les denticules latéraux sont assez hauts et acérés, au nombre d'une paire et largement unis à la base de la cuspidé. La racine est haute et épaisse, avec un sillon net entamant la protubérance linguale.

Au niveau des files latérales, la cuspidé s'aplatit labio-lingualement et s'incline distalement. Les denticules latéraux s'élargissent, divergent et sont souvent dédoublés. Dans certains cas, des dentelures peuvent apparaître à la base du tranchant de la cuspidé (Pl. 5, Fig. 5). Sur toutes les dents, la lunule est large et bien marquée.

#### Discussion:

Primitivement attribuées à l'espèce *crassidens*, définie par AGASSIZ pour des dents du Miocène de Suisse, les dents de cette espèce éocène ont ensuite été nommées *robusta* par LERICHE dans une courte note infra-paginale, sans désigner de spécimen type (1921, p. 117). En 1962, GURR désigna une des dents d'Abbey Wood figurées par WHITE (1931, p. 64, fig. 78) comme néotype de cette espèce. En 1966, CASIER choisit la dent qu'il avait figurée (comme "plésiotype") de l'Yprésien de Belgique (1946, pl. 2, fig. 8) comme néotype de l'espèce *robusta*, sans tenir compte de la publication de GURR. En fait, ce dernier n'avait aucune raison valable pour désigner un néotype, les pièces vues par LERICHE n'étant pas perdues, d'autant plus qu'il est recommandé par le Code de Nomenclature de choisir le néotype parmi des spécimens en provenance de la localité-type; la même remarque peut être formulée à l'encontre de CASIER. De plus, CASIER s'appuyait sur un spécimen en provenance de l'Yprésien, alors qu'il est évident que LERICHE, lorsqu'il a nommé l'espèce *robusta*, avait à l'esprit les fossiles du Bruxellien qu'il avait figurés en 1905. En conséquence, l'espèce *robusta* ne repose plus sur aucun spécimen type. Nous proposons donc de désigner un lectotype dans la série figurée par LERICHE en 1905, à savoir la dent figurée pl. 6, fig. 15.

L'espèce *robusta* (sous le nom de *crassidens* jusqu'en 1921, au moins pour les formes du Paléogène) a d'abord été attribuée au genre *Odontaspis* (LERICHE, 1905, 1906, 1921; WHITE, 1931), puis, plus récemment, au genre *Hypotodus* (NOLF, 1986, 1988). Toutefois, en raison de sa morphologie dentaire, cette espèce peut difficilement être rangée dans le genre *Odontaspis*. Chez ce dernier en effet, les dents antérieures sont graciles, assez élancées et se séparent donc très facilement des dents correspondantes de *robusta* qui sont larges et massives. Au niveau des

dents des files latérales, les différences sont également très marquées, les dents de l'espèce *robusta* ayant une couronne large et épaisse, des denticules latéraux au nombre d'une, plus rarement deux paires; ces denticules sont en outre assez bas et larges; chez *Odontaspis* au contraire, les denticules latéraux sont aigus, effilés, hauts et au nombre d'au moins deux paires. Ces différences dentaires marquées ne sont donc pas en faveur de l'attribution de l'espèce *robusta* au genre *Odontaspis*.

Elle ne peut non plus être attribuée au genre *Hypotodus* tel qu'il est redéfini dans le présent travail.

Les dents de *robusta* sont de grande taille et possèdent une couronne relativement peu haute mais large et épaisse. On compte une, parfois deux paires de denticules latéraux peu saillants. L'aspect massif des dents, surtout au niveau des files antérieures, et la taille réduite des denticules latéraux sont suffisants pour retirer l'espèce *robustus* du genre *Odontaspis*. Par contre, et ceci pour les mêmes raisons, on peut les attribuer au genre *Jaekelotodus*, fondé par MENNER (1928) sur des dents d'assez grande taille du Priabonien de Dniepropetrovsk (Ekaterinoslav) (Ukraine).

#### *Jaekelotodus trigonalis* (JAEKEL, 1895)

(Pl. 6, Figs. 1-4)

- 1895 — *Hypotodus trigonalis* JAEKEL, p. 32, pl. 1, fig. 6-7.  
 1899 — *Otodus* (*Hypotodus*) *trigonalis* (JAEKEL); WOODWARD, p. 10, pl. 1, fig. 23-24.  
 1928 — *Jaekelotodus trigonalis* (JAEKEL); MENNER, p. 315.  
 1964 — *Jaekelotodus trigonalis* (JAEKEL); GLÜCKMAN, pl. 8, fig. 3.  
 1966 — *Odontaspis* (*Synodontaspis*) *trigonalis* (JAEKEL); CASIER, p. 72, pl. 4, fig. 13-16.  
 1986 — *Hypotodus trigonalis* JAEKEL; NOLF, pl. 29, fig. 1-2.  
 1987 — *Jaekelotodus trigonalis* (JAEKEL); CAPPETTA, p. 87, fig. 78G-I.  
 1988 — *Hypotodus trigonalis* (JAEKEL); NOLF, pl. 29, fig. 1-2.  
 1990 — *Jaekelotodus trigonalis* (JAEKEL); KEMP *et al.*, p. 9, pl. 4, fig. 4-6 (non fig. 7-10).

**Description:** Les dents antérieures (Pl. 6, Fig. 1) ont une cuspidé triangulaire à face labiale assez plate, légèrement déprimée à sa base et surplombant nettement la racine. En vue labiale, la limite inférieure de la couronne est fortement échancrée médianement. Les tranchants sont rectilignes et atteignent la base de la cuspidé. La face linguale est transversalement très convexe. En vue de profil (Pl. 6, Fig. 1b), la cuspidé est à peine inclinée lingualement. Il y a deux paires de denticules dont les principaux sont hauts et acérés, les secondaires étant beaucoup plus réduits. La racine est haute et massive avec des lobes assez longs et rapprochés. Une dent latéro-antérieure inférieure (Pl. 6, Fig. 2) présente une cuspidé un peu plus large et une racine à lobes plus écartés, le mésial étant un peu plus étroit que le distal. En vue de profil (Pl. 6, Fig. 2b), le profil labial de la cuspidé est rectiligne.

Une dent plus latérale (Pl. 6, Fig. 3) est de morphologie voisine, avec une cuspidé très légèrement inclinée dis-

talement et une racine à lobes plus écartés, séparés par une échancrure radiculaire très concave. Sur une dent très latérale supérieure (Pl. 6, Fig. 4), la cuspide s'incline nettement distalement, avec un tranchant mésial très convexe près de l'apex et un tranchant distal très concave. Les denticules latéraux sont relativement plus développés que dans les files antérieures, ceux de la paire principale convergeant vers la base de la cuspide. En vue de profil, la face labiale est très plate et même légèrement concave; la protubérance linguale est très prononcée. Sur toutes les dents, le sillon radiculaire est bien marqué mais assez superficiel.

#### Discussion:

Le type de l'espèce *trigonalis* provient du Priabonien de Dniepropetrovsk (Ekaterinoslav) (Ukraine). D'abord attribuée au genre *Hypotodus* par JAEHEL, cette espèce a ultérieurement été placée par MENNER dans un genre nouveau particulier, *Jaekelotodus*. L'espèce avait été rangée par WOODWARD dans le genre *Otodus* (1899).

*J. trigonalis* se sépare de *J. robustus* par ses dents antérieures à deux paires de denticules latéraux, et par ses dents latérales à denticules plus hauts et plus acérés. Au niveau de la racine, le sillon est également moins marqué que chez *J. robustus*.

#### Genre *Odontaspis* AGASSIZ, 1838

Espèce-type: *Squalus ferox* RISSO, 1810 (= *Carcharias ferox* RISSO, 1826).

#### *Odontaspis winkleri* LERICHE, 1905

- 1905 — *Odontaspis winkleri* LERICHE, p. 74, p. 117, pl. 6, fig. 1-12.  
 1906 — *Odontaspis winkleri* LERICHE; LERICHE, p. 74, p. 117, pl. 6, fig. 1-12.  
 1946 — *Odontaspis winkleri* LERICHE; CASIER, p. 72, pl. 2, fig. 6.  
 1986 — *Odontaspis winkleri* LERICHE; NOLF, pl. 26, fig. 1-12.  
 1987 — *Odontaspis winkleri* LERICHE; CAPPETTA, p. 89, fig. 79A-D.  
 1988 — *Odontaspis winkleri* LERICHE; NOLF, pl. 26, fig. 1-12.  
 1990 — *Odontaspis winkleri* LERICHE; KEMP *et al.*, p. 9, pl. 4, fig. 1-3.

**Description:** Cette espèce a été décrite et figurée en détail par LERICHE (1905, 1906). Rappelons qu'elle est caractérisée par ses dents à émail parfaitement lisse, par une cuspide relativement peu élevée à tranchants n'atteignant pas sa base et à denticules latéraux (une à trois paires) aigus et à base subcirculaire. La racine présente des lobes assez longs et gracieux ainsi qu'une forte protubérance linguale.

#### Discussion:

Cette espèce est certainement l'une des plus faciles à individualiser et à séparer des autres espèces de l'Eocène. Elle s'en distingue en effet par ses dents à cuspide assez

élancée dont les tranchants n'atteignent pas la base de la couronne. La cuspide présente une section presque circulaire à sa base et sa face linguale, très bombée, est complètement lisse. Les denticules latéraux sont souvent très hauts (surtout dans les files latérales où ils sont même parfois hypertrophiés), acérés et on en compte jusqu'à trois paires. Certaines dents très latérales peuvent présenter une sorte de bourrelet irrégulier ou même un alignement de petites protubérances qui rappellent ce que l'on observe chez *Palaeohypotodus rutoti*; toutefois ce caractère n'est jamais aussi marqué que chez cette dernière espèce, et surtout n'apparaît jamais sur les dents antérieures, contrairement à ce que l'on observe chez *Palaeohypotodus*.

#### Genre *Orpodon* nov.

**Espèce-type:** *Odontaspis heersensis* HERMAN, 1972

**Derivatio nominis:** d'Orp-le-Grand, Brabant Wallon (Belgique) d'où proviennent les types, et du Grec *odous*, *odontos*: dent.

**Matériel:** une quarantaine de dents.

**Diagnose:** *Odontaspidae* à dents de petite taille (n'excédant pas 6 mm de hauteur totale pour les dents des files antérieures). Dents caractérisées par la présence de 2 paires de denticules marginaux de grande taille pour la paire principale (jusqu'à plus de 25% de la hauteur de la couronne dans les files antérieures) et larges. Racine à lobes bien séparés dans les files antérieures. Couronne à émail lisse linguement; présence occasionnelle de plis à la base de la face labiale de la couronne.

#### *Orpodon heersensis* (HERMAN, 1972)

(Pl. 6, Figs. 5-6, Pl. 7, Fig. 1-11)

- ? 1878a — *Otodus parvus* nov. sp., WINKLER, p. 8, pl., fig. 5-6.  
 1972 — *Odontaspis heersensis* nov. sp., HERMAN, p. 195, pl. 2, fig. 8-21.  
 1977 — *Jaekelotodus heersensis* (HERMAN); HERMAN, p. 235, pl. 10, fig. 4.

**Description:** Le lectotype (Pl. 7, fig. 1a-c) est une dent inférieure, probablement de la deuxième file. Elle est dissymétrique avec une racine épaisse linguement, présentant un lobe mésial plus long et plus gracieux que le lobe distal. La cuspide est droite et triangulaire avec des tranchants rectilignes. Il y a une paire de denticules principaux hauts, larges et légèrement convergents vers la cuspide; ils sont séparés du tranchant de la cuspide par un profond sillon. Les denticules secondaires sont nettement plus petits et très aigus.

Les dents probablement inférieures, latérales mais de position plutôt antérieure dans la rangée (Pl. 6, Fig. 5, Pl. 7, Fig. 1-2) ont une cuspide droite assez effilée, flanquée d'une paire de denticules hauts, très légèrement

divergents, assez larges et triangulaires; ils sont flanqués d'une paire secondaire beaucoup plus réduite. En vue de profil, la cuspidé est pratiquement verticale. La face labiale de la cuspidé est plate et surplombe très légèrement la racine. La limite labiale de l'émail est légèrement concave et la partie médio-basale de la face labiale est un peu déprimée. La racine est assez haute et épaisse. En vue linguale (Pl. 6, Fig. 5c), son bord supérieur est rectiligne alors que les limites mésiale et distale des lobes sont verticales. L'échancrure radulaire est profonde et régulièrement concave. La protubérance linguale est saillante avec un sillon assez large et profond.

Une dent de position plus latérale (Pl. 7, Fig. 3), présente une morphologie voisine en dehors d'un net étalement transversal, la racine montrant des lobes plus écartés et une échancrure basilaire moins haute. Une dent que l'on peut interpréter comme une latérale inférieure (Pl. 7, Fig. 4), est peu étalée transversalement, avec une racine assez massive à lobes peu développés. Les denticules sont relativement très développés. Sur une dent de position un peu plus latérale (Pl. 7, Fig. 5), la cuspidé s'incline légèrement vers la commissure.

Une dent latérale supérieure (Pl. 7, Fig. 8) montre une cuspidé triangulaire inclinée distalement, avec un tranchant mésial presque rectiligne et un distal concave. Il y a deux paires de denticules latéraux. Les denticules principaux sont larges, triangulaires et nettement divergents. Ceux de la paire secondaire sont de taille nettement plus réduite, peu saillants, arrondis et largement unis à ceux de la paire principale. La racine est très dissymétrique avec un lobe mésial plus long et plus effilé que le distal.

En vue labiale, une dent latérale (Pl. 6, Fig. 6a), porte des plis courts mais bien marqués, surtout dans les régions latérales, sous les denticules, à la limite inférieure de l'émail. La racine est peu élevée, avec des lobes courts et très divergents.

Les dents très latérales montrent une seule paire de denticules (Pl. 7, Fig. 9). Les denticules secondaires peuvent disparaître du côté mésial (Pl. 7, Fig. 7b) ou du côté distal (Pl. 7, Fig. 10).

Pour une description plus complète de l'espèce, le lecteur est invité à se reporter au travail d'HERMAN (1972).

### Discussion:

Lorsqu'il a fondé l'espèce *heersensis*, HERMAN a désigné toutes les dents figurées comme des "holotypes", ce qui n'est pas en accord avec le code de nomenclature. En fait, il s'agit d'une série de syntypes. Au sein de la série figurée par HERMAN, nous désignons le spécimen de la planche 2, figure 8 comme lectotype de l'espèce. Cette pièce est refigurée dans le présent travail Pl. 7, Fig. 1a-b.

Cette espèce très particulière n'a jamais été retrouvée en dehors de la localité-type de Maret, Orp-le-Grand (Belgique). Par leur taille et leur morphologie, les dents de cette espèce se séparent aisément des autres espèces d'Odontaspidae du Paléogène. Elles possèdent en effet des denticules latéraux larges, triangulaires, hauts, relati-

vement grands et bien séparés de la base de la cuspidé qui est complètement lisse linguale.

L'attribution de cette espèce d'abord au genre *Odontaspis*, puis au genre *Jaekelotodus* par HERMAN traduit bien la difficulté de la rapprocher d'un genre précis.

L'espèce *heersensis* d'HERMAN (1972) pourrait bien être un synonyme d'*Otodus parvus* WINKLER, 1878a, décrite de la même localité. Un doute subsiste toutefois, les dessins de WINKLER n'étant pas toujours parfaitement fidèles à la réalité. LERICHE (1902) considérait ces dents comme des éléments postérieurs de la denture d'*Odontaspis cuspidata*, ce qui est peu vraisemblable, cette dernière espèce étant absente de la localité de Maret.

Le genre *Orpodon* nov. se distingue immédiatement des autres genres d'Odontaspidae par ses dents de petite taille et surtout par ses denticules latéraux larges et de relativement très grande taille dans les files antérieures. Tous les autres genres possèdent des denticules beaucoup plus réduits par rapport à la cuspidé et ces denticules sont étroits et non larges dans les files antérieures.

Par ses dents à denticules latéraux relativement très développés, larges, aplatis labio-lingualement, et bien séparés de la base de la couronne, l'espèce *heersensis* s'éloigne du genre *Odontaspis*. Par ces mêmes caractères et par la taille réduite de ses dents, qui sont assez aplatis labio-lingualement, elle se sépare aisément des dents du genre *Jaekelotodus* qui montrent une cuspidé et une racine épaisses, avec des denticules relativement beaucoup plus réduits et plus acérés.

Par ses dents antérieures de petite taille, aplatis labio-lingualement, à cuspidé droite en vue de profil et à denticules très développés et bien détachés de la base de la couronne, ce genre s'écarte également facilement des genres *Brachycarcharias*, *Carcharias*, *Hypotodus* et *Sylvestrilamia*. Cette espèce ne semble pouvoir être rattachée directement à aucun des genres d'Odontaspidae, actuels ou fossiles, actuellement connus.

HERMAN avait considéré cette espèce comme de taille moyenne, pouvant atteindre 3 m de longueur totale. En fait, étant donné la taille des dents, cette estimation paraît exagérée et il semble qu'une longueur maximale d'1,5 m était plus probable. De même, cet auteur indiquait la présence de quelques plis ténus sur la face linguale de certaines dents, alors que nous n'en avons pas observé sur le matériel examiné.

### Genre *Palaeohypotodus* GLÜCKMAN, 1964

Espèce-type: *Otodus rutoti* WINKLER, 1874

### *Palaeohypotodus rutoti* (WINKLER, 1874)

1874 — *Otodus rutoti* WINKLER, p. 4, pl. 1, fig. 3-4.

1876 — *Otodus rutoti* WINKLER; VINCENT, p. 124, pl. 1a-d, non 1e.

1891 — *Odontaspis houzeaui* WOODWARD, p. 111, pl. 3, fig. 7-8.



- 1902 — *Odontaspis rutoti* (WINKLER); LERICHE, p. 21, pl. 1, fig. 40-44.  
 1931 — *Odontaspis (Odontaspis) rutoti* (WINKLER); WHITE, p. 49, p. 50, fig. 4-12.  
 1951 — *Odontaspis rutoti* (WINKLER); LERICHE, p. 496, pl. 42, fig. 8-11.  
 1964 — *Palaeohypotodus rutoti* (WINKLER); GLÜCKMAN, p. 136, pl. 18, fig. 1-20, pl. 20, fig. 6-8, 20.  
 1972 — *Odontaspis rutoti* (WINKLER); HERMAN, p. 195, pl. 2, fig. 1-5.  
 1986 — *Palaeohypotodus rutoti* (WINKLER); NOLF, pl. 22, fig. 1-7.  
 1987 — *Palaeohypotodus rutoti* (WINKLER); CAPPETTA, p. 89, fig. 79 H-J.  
 1988 — *Palaeohypotodus rutoti* (WINKLER); NOLF, pl. 22, fig. 1-7.

**Description:** voir LERICHE (1902, 1951). Rappelons que cette espèce se caractérise essentiellement par la présence d'un bourrelet labial portant des tubercules et même de véritables petits denticules à la base de la couronne.

#### Discussion:

L'espèce a d'abord été décrite du Paléocène de Belgique sous l'appellation générique d'*Otodus*. En 1964, GLÜCKMAN l'a assignée à un nouveau genre, *Palaeohypotodus*. Les dents de ce genre monospécifique rappellent parfois celles d'*Odontaspis winkleri*. Elles s'en distinguent toutefois par l'ornementation de la base de la face labiale de la couronne, qui consiste en tubercules pouvant fusionner en un véritable bourrelet irrégulièrement découpé. En outre, les tranchants de la cuspide atteignent sa base, ce qui n'est pas le cas chez *O. winkleri* et ses denticules latéraux sont un peu plus larges, et souvent tranchants.

Cette espèce ne pose pas de problèmes particuliers d'identification. Une bonne figuration en a été donnée par LERICHE (1905, 1906).

A noter que le genre *Palaeohypotodus* a été à nouveau utilisé comme "nouveau genre" en 1989 par ZHELEZKO, alors qu'il était préoccupé par *Palaeohypotodus* GLÜCKMAN (1964). Le genre *Palaeohypotodus* ZHELEZKO, 1989 ne reposant sur aucune espèce type est un *nomen nudum*.

#### Genre *Sylvestrilamia* nov.

**Espèce-type:** *Odontaspis (Synodontaspis) teretidens* WHITE, 1931

**Matériel:** plusieurs centaines de dents.

**Derivatio nominis:** du Latin *sylvestris*: couvert de forêts; allusion à la localité d'Abbey Wood, Angleterre, d'où provient l'espèce-type, et de lamie: autre nom du requin-taupo.

**Diagnose:** *Odontaspidae* à dents antérieures à cuspide droite, de profil très peu ou pas sigmoïdal; en vue labiale, cuspide diminuant régulièrement de largeur au-dessus d'un rétrécissement basal. Base de la face labiale de la

cuspide légèrement déprimée. Face linguale de la cuspide très convexe et portant de nombreux plis ténus et flexueux pouvant couvrir ses deux-tiers inférieurs. Racine épaisse avec une forte protubérance linguale portant un sillon net; lobes bien écartés et peu allongés. Denticules latéraux au nombre d'une paire, de très petite taille, pointus ou légèrement étalés. Tranchant continu entre les denticules et la cuspide. Dents latérales à cuspide droite aux dents inférieures, légèrement inclinée aux dents supérieures, avec plis linguaux pratiquement toujours présents mais moins nombreux que dans les files antérieures. Denticules larges, bas, dissymétriques et souvent convergents

#### *Sylvestrilamia teretidens* (WHITE, 1931) (Texte-fig. 1-8)

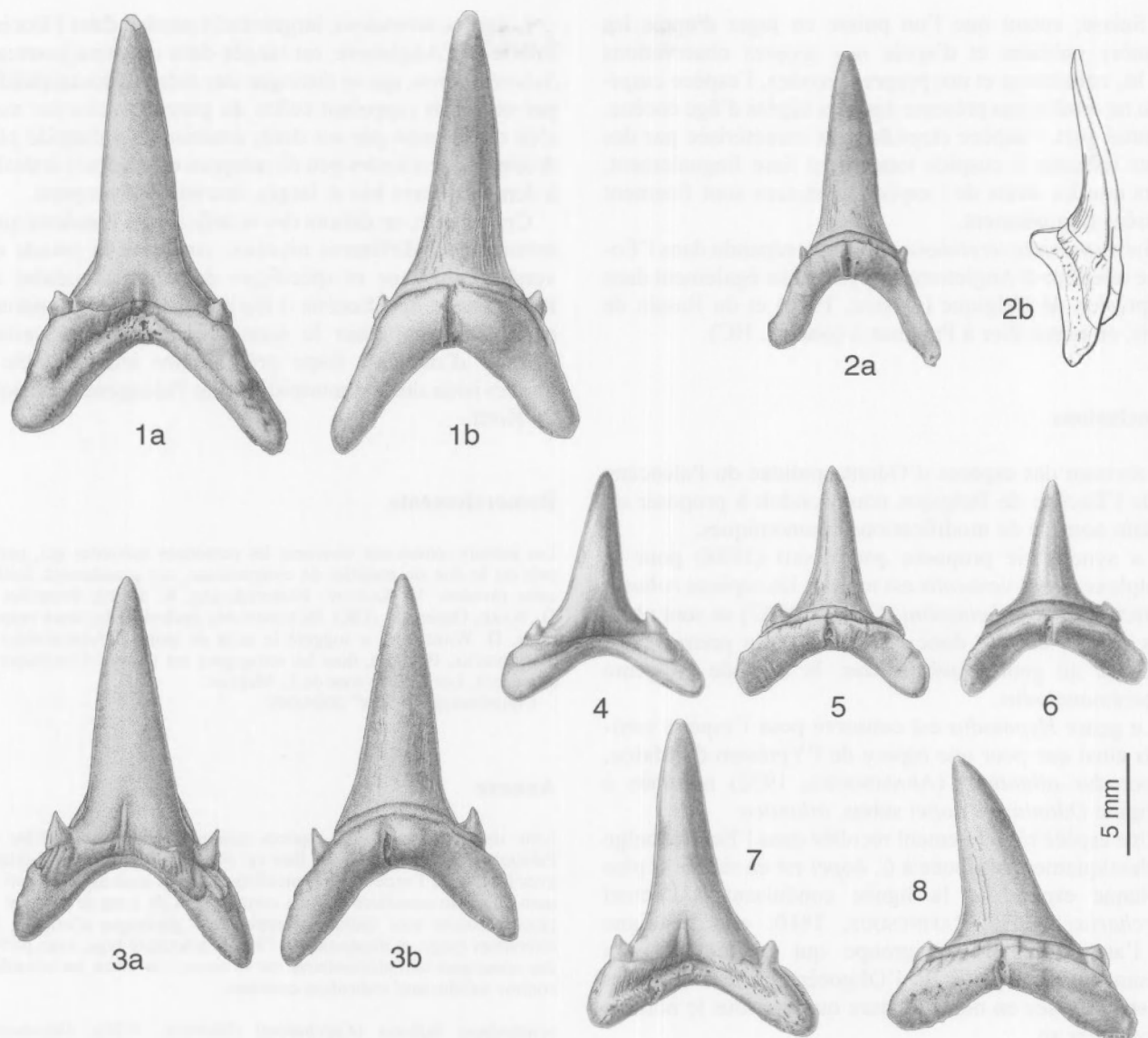
- 1931 — *Odontaspis (Synodontaspis) cuspidata* (AG.) praemut. *teretidens*, WHITE, p. 53, p. 54, fig. 16-31, p. 57, fig. 32-44.  
 1946 — *Odontaspis teretidens* WHITE; CASIER, p. 69, pl. 2, fig. 3.  
 1986 — *Synodontaspis teretidens* WHITE; NOLF, p. 104, pl. 26, fig. 13-16.  
 1988 — *Synodontaspis teretidens* (WHITE); NOLF, p. 108, pl. 26, fig. 13-16.

**Description:** Cette espèce a été décrite en détail par WHITE en 1931. Les dents antérieures (Texte-fig. 1-2) ont une cuspide triangulaire à tranchants nets atteignant sa base. Sa face labiale est assez plate et même déprimée médianement à sa base. Sa face linguale est régulièrement convexe et porte des plis très ténus sur sa moitié inférieure; ces plis sont d'ailleurs plus nombreux sur les parties latérales de la cuspide. La racine est haute et épaisse, avec des lobes bien développés et écartés. La protubérance linguale bien marquée porte un sillon haut et profond. Il y a une paire de denticules latéraux très bas, triangulaires et assez larges.

Une dent de la troisième file inférieure (Texte-fig. 3) est très légèrement dissymétrique, avec une racine à lobes un peu plus effilés et des denticules plus aigus; ces denticules restent toutefois assez larges et pas très hauts.

Les dents latérales inférieures (Texte-fig. 4-6) sont symétriques. Les denticules latéraux s'élargissent mais restent bas et convergent légèrement vers la base de la cuspide. Quelques plis sont visibles sur la face linguale de la cuspide. Les lobes de la racine sont étalés, avec des extrémités arrondies.

Les dents latérales supérieures (Texte-fig. 8) ont une cuspide plus large et inclinée distalement; la face linguale porte de rares plis et les denticules latéraux sont très bas, larges, triangulaires et convergents vers la base de la couronne. Sur certaines rares dents, la face linguale est totalement lisse, dépourvue de plis et les denticules peuvent être très bas et très réduits.



Figs 1-8: *Sylvestrilamia teretidens* (WHITE, 1931).

Fig. 1 — dent antérieure inférieure (ABW 5); a: vue labiale; b: vue linguale.

Fig. 2 — dent antérieure inférieure d'individu juvénile (ABW 6); a: vue labiale; b: profil.

Fig. 3 — dent latéro-antérieure inférieure (ABW 7); a: vue labiale; b: vue linguale.

Fig. 4 — dent latérale inférieure (ABW 8); vue labiale.

Fig. 5 — dent latérale inférieure (ABW 9); vue linguale.

Fig. 6 — dent latérale inférieure (ABW 10); vue linguale.

Fig. 7 — dent latéro-antérieure inférieure (ABW 11); vue labiale.

Fig. 8 — dent latérale supérieure (ABW 12); vue linguale.

Yprésien inférieur (Blackheath Beds), Abbey Wood, Grande-Bretagne. Collections du laboratoire de paléontologie de l'Université de Montpellier II.

#### Discussion:

Cette espèce, par des dents antérieures assez graciles, à cuspide moyennement haute, et pratiquement droite en vue de profil, par le contour de la face labiale nettement triangulaire, avec des tranchants rectilignes, sauf à leur base où ils dessinent une concavité nette de chaque côté, juste avant les denticules latéraux qui sont réduits, s'éloigne en fait sensiblement des autres genres d'Odontaspidae, ce qui justifie son attribution à un nouveau genre

C'est probablement l'une des espèces les plus délicates à individualiser; c'est essentiellement sur la morphologie de ses denticules, en particulier dans les files latérales, qu'il est possible de l'identifier le plus sûrement.

Lorsqu'il a défini l'espèce *teretidens*, WHITE la considérait comme une "prémuation" d'*Odontaspis* (*Synodontaspis*) *cuspidata* AG., ce qui est discutable pour deux raisons. Tout d'abord, l'espèce *cuspidata* a été fondée par AGASSIZ sur des dents provenant du Miocène (Molasse)

de Suisse; autant que l'on puisse en juger d'après les données publiées et d'après nos propres observations sur les collections et nos propres récoltes, l'espèce *cuspidata* ne semble pas présente dans les dépôts d'âge éocène. D'autre part, l'espèce *cuspidata* est caractérisée par des dents robustes à cuspide totalement lisse linguale, alors que les dents de l'espèce *teretidens* sont finement plissées linguale.

*Sylvestrilamia teretidens* est surtout répandu dans l'Eocène inférieur d'Angleterre, mais il existe également dans l'Yprésien de Belgique (CASIER, 1946) et du Bassin de Paris, en particulier à Prémontré (observ. HC).

## Conclusions

La révision des espèces d'Odontaspidae du Paléocène et de l'Eocène de Belgique nous conduit à proposer un certain nombre de modifications taxonomiques.

La synonymie proposée par WARD (1988) pour le complexe *hopei-verticalis* est rejetée; les espèces *robusta* LERICHE, 1921 et *heinzlini* (CASIER, 1967) se sont révélées valides et sont donc réhabilitées. La première est attribuée au genre *Jaekelotodus*, la seconde au genre *Glueckmanotodus*.

Le genre *Hypotodus* est conservé pour l'espèce *verticalis* ainsi que pour une espèce de l'Yprésien du Maroc, *Hypotodus atlanticus* (ARAMBOURG, 1952) nommée à l'origine *Odontaspis hopei* subsp. *atlantica*.

Une espèce régulièrement récoltée dans l'Eocène belge et classiquement attribuée à *C. hopei* est en réalité la plus ancienne espèce de la lignée conduisant à l'actuel *Carcharias taurus* RAFINESQUE, 1810; elle témoigne de l'ancienneté de ce groupe qui n'était jusqu'ici documenté qu'à partir de l'Oligocène. Elle a été pour l'instant laissée en nomenclature ouverte sous le nom de *Carcharias* sp.

L'espèce *lerichei* CASIER, 1946, rangée à l'origine dans le genre *Lamna* est maintenant attribuée au nouveau genre *Brachycarcharias*. Les différences morphologiques entre *Carcharias* et *Brachycarcharias* sont surtout marquées au niveau des files antérieures: chez l'espèce actuelle *Carcharias taurus*, les dents antérieures sont hautes et élançées, de profil nettement sigmoïde et avec une racine à lobes longs et rapprochés, alors que chez *Brachycarcharias lerichei*, les dents antérieures ont une couronne beaucoup moins haute et plus droite de profil ainsi qu'une racine à lobes plus courts et bien écartés. L'espèce *atlasi* avait été signalée dans l'Eocène de Belgique sur la base de dents antérieures qui sont en réalité des dents antérieures de *Brachycarcharias lerichei*. Il faut donc supprimer l'espèce *atlasi* des listes fauniques de l'Eocène d'Europe.

Le réexamen de l'espèce *heersensis* HERMAN, 1972, du Sélandien de Maret, nous a conduit à l'attribuer à un genre nouveau, *Orpodon* nov. gen., sur la base de ses nombreuses particularités morphologiques dentaires. Ce genre de très petite taille semble pour l'instant cantonné à la seule localité-type.

L'espèce *teretidens*, largement répandue dans l'Eocène inférieur d'Angleterre, est rangée dans un genre nouveau, *Sylvestrilamia*, qui se distingue des autres Odontaspidae par ses dents rappelant celles du genre *Carcharias* mais s'en distinguant par ses dents antérieures à cuspide plus droite et à denticules peu développés et ses dents latérales à denticules très bas et larges, souvent convergents.

Cette étude, en dehors des rectifications taxonomiques introduites à différents niveaux, confirme la grande diversité générique et spécifique des Odontaspidae du Paléocène et de l'Eocène d'Europe du Nord. Elle permet en outre de préciser le statut générique d'un certain nombre d'espèces, étape préliminaire indispensable à une révision des Odontaspidae du Paléogène d'Afrique du Nord.

## Remerciements

Les auteurs remercient vivement les personnes suivantes qui, par le prêt ou le don de matériel de comparaison, ont grandement facilité cette révision: V. KOZLOV, Ekaterinbourg, R. SMITH, Bruxelles et D. WARD, Orpington (UK). Ils remercient également les deux rapporteurs, D. WARD (qui a suggéré le nom de genre *Sylvestrilamia*) et T. REINECKE, Bochum, dont les remarques ont permis d'améliorer le manuscrit. Les dessins sont de L. MESLIN.

Contribution ISEM n° 2004-049.

## Annexe

Liste des espèces et sous-espèces nominales d'Odontaspidae du Paléocène et de l'Eocène. La liste est donnée par ordre alphabétique, avec le nom de l'espèce et éventuellement de la sous-espèce, suivi du nom de genre considéré comme correct, puis du nom de l'auteur du taxon. Ensuite sont indiqués l'appellation générique d'origine, les références (page, et illustrations), l'âge et la localité-type, avec parfois des remarques complémentaires sur le taxon. Un taxon est considéré comme valide, sauf indication contraire.

*acutissimus inflatus* (*Carcharias*) (MENER, 1928): *Odontaspis*; p. 299, pl. 10, fig. 11. Rupélien supérieur (Kujulus Fm.), Montagne d'Ungosa, N-O Mangyshlak, ouest Kazakhstan.

*andrusovi* (*Turanian*) KOZLOV, 2001: p. 83, pl. 1, fig. 1-11. Bartonien inférieur (Lower Shorym Fm.; NP 16), Montagne de Tusbair, Nord Mangyshlak, ouest Kazakhstan. Espèce-type du genre *Turanian* KOZLOV, 2001.

*angustus* (*Carcharias*) (GIEBEL, 1848): *Odontaspis*; p. 363 (nom seulement; pas de figuration). Eocène sup. (= Priabonien), Stülldorf, sud de Magdebourg, Allemagne. Espèce douteuse.

*aralensis* (*Araloselachus*) (GLÜCKMAN, 1964): *Odontaspis*; p. 168, pl. 28, fig. 23-25, pl. 29, fig. 13-18, pl. 30, fig. 1, 11, 13, 14, p. 155, fig. 70. Rupélien (Chilikty Fm.), Colline de Kendirly, nord de la mer d'Aral, ouest Kazakhstan. Emendé par ZHELEZKO in ZHELEZKO & KOZLOV, 1999: p. 124, pl. 8, fig. 2.

*arambourgi* (*Palaeohypotodus*) ZHELEZKO, 1989: p. 17 (ni description ni figuration). Paléogène, pas de localité-type. *Nomen nudum*.

*atlanticus* (*Hypotodus*) (ARAMBOURG, 1952): *Odontaspis*; p. 67, pl. 7, fig. 7-25 (partim). Yprésien, Bassin des Ouled Abdoun, Maroc. La série figurée par ARAMBOURG est hétérogène et regroupe plusieurs espèces, et même plusieurs genres.

*atlasi* (*Brachycarcharias*) (ARAMBOURG, 1952): *Odontaspis substriata* mut. *atlasi*; p. 80, p. 82, fig. 18, pl. 12. Yprésien, Oued Oussen, Bassin des Ouled Abdoun, Maroc.

*baigubeki* (*Carcharias*) (GLÜCKMAN, 1964): *Odontaspis*; p. 169, pl. 28, fig. 14-17, pl. 29, fig. 1-2. Oligocène supérieur (Bajgubck Fm.), Montagne de Tamdy, Ustjurt, ouest Kazakhstan.

*benjamovskii* (*Glueckmanseleachus*) ZHELEZKO, 1995: p. 28 (pas de figuration). Kazakhstan. *Nomen nudum*.

*borealis* (*Boreolotodus*) (ZHELEZKO in ZHELEZKO & KOZLOV, 1990): *Mennerotodus*; p. 175, p. 177, fig. 3 (1-3, 7-8). Espèce figurée à nouveau comme nouvelle (p. 60, pl. 4, fig. 1, pl. 5, fig. 5) en 1994, par ZHELEZKO. Espèce-type du genre *Boreolotodus* ZHELEZKO in ZHELEZKO & KOZLOV, 1999.

*borodini* (*Carcharias*) (CASE, 1994): *Odontaspis*; p. 106, pl. 5, fig. 103, pl. 6, fig. 104-105 & 112-113. Thanétien (Tuscahoma Formation) et Yprésien (Bashi Formation), "Case's estuary site 1" (sables glauconieux de Tuscahoma) et Boulder zone, près du sommet de la falaise (feuille Meridian South 1/24000, x = 341.400, y = 3580.800) au SE de l'ancien "Red Hot Truck Stop", en dehors de l'autoroute 20-59, Meridian, Lauderdale Co., Mississippi, U.S.A. L'holotype (pl. 6, fig. 104-105) est une dent latéro-antérieure inférieure d'individu juvénile de *Carcharias lerichei*; il en est de même de l'un des paratypes (pl. 5, fig. 103); l'autre paratype (pl. 6, fig. 112-113) est une dent intermédiaire de *Carcharias lerichei*.

*borystenicus* (*Jaekelotodus*) GLÜCKMAN, 1964: p. 137, pl. 18, fig. 28-31 & 34-39. Yprésien supérieur-Lutétien inférieur (Kjuis Fm.), Novo-georgievsk, Ukraine.

*carolinensis* (*Odontaspis*) CASE & BORODIN, 2000: p. 22, pl. 2, fig. 15-18. Lutétien (Castle Hayne Limestone Fm.), Atlantic limestone quarry, Rosehill, Duplin Co., Caroline du Nord, U.S.A. Le matériel type est constitué de dents incomplètes.

*cuspidatus maroccanus* (*Carcharias*) (WHITE, 1934): *Odontaspis cuspidata* var. *maroccana*; p. 25 (non figuré). Yprésien, Environ 60 miles de Casablanca (32°12' N, 7°12' W), Maroc. Espèce douteuse correspondant peut-être à *Brachycarcharias lerichei* (CASIER, 1946).

*darvini* (*Mennerotodus*) ZHELEZKO, 1989: p. 17 (ni description ni figuration). Paléogène, pas de localité-type. *Nomen nudum*.

*denticulatus usubasensis* (*Carcharias*) ZHELEZKO, 1995: p. 30. Espèce non figurée. *Nomen nudum*.

*divergens* (*Carcharias*) (SOLT, 1988): *Odontaspis* (*Synodontaspis*); p. 520, pl. 1-4. Rupélien sup., Csillaghegy, Budapest, Hongrie. Synonyme probable de *Carcharias acutissima* AGASSIZ, 1843.

*duplex* (*Carcharias*) (AGASSIZ, 1843): *Lamna* (*Odontaspis*); p. 297, pl. 37a, fig. 1. Tertiaire?, Origine inconnue. Espèce douteuse.

*exiguus* (*Carcharias*?) (DAVIS, 1888): *Odontaspis*; p. 23, pl. 5, fig. 3-5. Oligocène (Oamaru Fm.), Castle Hill Station, près de Canterbury et Broken River, Nouvelle Zélande. Les dents figurées appartiennent probablement à un *Odontaspidae*; espèce difficile à interpréter.

*exilis* (*Carcharias*) (LERICHE, 1942): *Odontaspis*; p. 14, pl. 1, fig. 9-10. Danien (Midway Fm.), Route d'Austin à Bastrop, Brazos River, Travis Co., Texas, U.S.A. Espèce déjà citée par LERICHE, en 1940, p. 590, sans description ni figuration.

*ferox fossilis* (*Jaekelotodus*? *partim*) NEUGEBOREN, 1851: *Lamna* (*Odontaspis*); p. 202, pl. 5, fig. 72-74. Eocène, Roumanie. Espèce établie sur des dents incomplètes et difficiles à interpréter. L'une des dents (pl. 5, fig. 72a-c) pourrait correspondre à *Jaekelotodus trigonalis*.

*glueckmani* (*Mennerotodus*) ZHELEZKO, 1989: p. 17 (ni description ni figuration). Canyon d'Usunbas, Dépression de Karagie, Mangyshlak central, ouest Kazakhstan. *Nomen nudum*.

*glueckmani glueckmani* (*Mennerotodus*) ZHELEZKO, 1994: p. 61, p. 58, pl. 4, fig. 4. Bartonien inférieur (Lower Shorym Fm.), Canyon d'Usunbas, Dépression de Karagie, Mangyshlak central, ouest Kazakhstan. Refiguré par ZHELEZKO & KOZLOV, 1999, pl. 4.

*glueckmani* (*Mennerotodus*) ZHELEZKO, 1994: p. 57, pl. 4, fig. 3-4, pl. 5,

fig. 1-4. Bartonien inférieur (Lower Shorym Fm.), Canyon d'Usunbas, Dépression de Karagie, Mangyshlak central, ouest Kazakhstan.

*glueckmani boktensis* (*Mennerotodus*) ZHELEZKO in ZHELEZKO & KOZLOV, 1999: p. 116, pl. 6, fig. 4. Bartonien inférieur (Amankisilit Fm.), Bokty, Mangyshlak, ouest Kazakhstan.

*glueckmani usunbassi* (*Mennerotodus*) ZHELEZKO, 1994: p. 61, p. 58, pl. 4, fig. 3, p. 60, pl. 5, fig. 4. Bartonien supérieur (Upper Shorym Fm.), Canyon d'Usunbas, Dépression de Karagie, Mangyshlak central, ouest Kazakhstan.

*heersensis* (*Orpodon*) (HERMAN, 1972): *Odontaspis*; p. 195, pl. 2, fig. 8-21. Sélandien (= Heersien), Maret, hamcau d'Orp-le-Grand, Belgique. Espèce-type du genre *Orpodon* CAPETTA & NOLF, ce travail.

*heinzelini heinzelini* (*Glueckmanotodus*) (CASIER, 1967): *Odontaspis* (*Synodontaspis*); p. 24, pl. 6, fig. 14-17 & ? fig. 18. Thanétien, Dormaal, Belgique. Espèce-type du genre *Glueckmanotodus* ZHELEZKO in ZHELEZKO & KOZLOV, 1999; sous-esp. par tautonymie, in ZHELEZKO & KOZLOV, 1999.

*hispida* (*Odontaspis*) ROGOVICH, 1860: *Lamna* (*Odontaspis*); pl. 7, fig. 11-12. Priabonien (light-blue clay), Ville de Kiev, Ukraine. Espèce difficile à évaluer.

*hopei* (*Hypotodus*) (AGASSIZ, 1843): *Lamna* (*Odontaspis*); p. 293, pl. 37a, fig. 27-30. Yprésien (London Clay), Sheppey, Grande-Bretagne. Espèce rangée dans le genre *Palaeohypotodus* par ZHELEZKO [(1989, nov. comb. = *Hypotodus verticalis* (AGASSIZ, 1843)].

*houzeaui* (*Palaeohypotodus*) (WOODWARD, 1891): *Odontaspis*; p. 111, pl. 3, fig. 7-8. Danien, Cibly, Belgique. Synonyme de *Palaeohypotodus rutoti* WINKLER, 1874.

*huttoni* (*Carcharias*) (DAVIS, 1888): *Lamna*; p. 15, pl. 3, fig. 1. Oamaru Système et Wairaka series, Cave Valley, Oamaru, Nouvelle Zélande. Le type est une dent antérieure incomplète d'*Odontaspidae*. Espèce douteuse.

*hynei* (*Carcharias*) (CASE, 1994): *Odontaspis*; p. 107, pl. 6, fig. 106-107, pl. 7, fig. 132-133. Thanétien (Tuscahoma Fm.), "Case's estuary site 1 (sables glauconieux de Tuscahoma), Meridian, Lauderdale Co., Mississippi, U.S.A. L'holotype (pl. 7, fig. 132-133) est une dent latérale inférieure d'individu juvénile de *Brachycarcharias lerichei*.

*incrassata* (*Neostriatolamia*) ZHELEZKO, 1989: p. 16 (ni description ni figuration). Paléogène, pas de localité-type. *Nomen nudum*.

*incurvus* (*Carcharias*?) (DAVIS, 1888): *Lamna*; p. 17, pl. 3, fig. 2-5. Oligocène (Oamaru et Waipara systèmes et Wairaka série), Kaikoura, Coleridge Gully et Curiosity Shop Beds, Nouvelle Zélande. Dents incomplètes de Lamniiformes. Espèce douteuse.

*italicus* (*Palaeohypotodus*) ZHELEZKO, 1989: p. 17 (ni description ni figuration). Paléogène, pas de localité-type. *Nomen nudum*.

*itoriensis* (*Carcharias*) (WHITE, 1926): *Odontaspis koerti* var. *itoriensis*; p. 20, pl. 5, fig. 3. Lutétien, Oshosun, Nigeria.

*jaekeli* (*Jaekelotodus*) ZHELEZKO, 1994: p. 55, pl. 2, fig. 5-7, pl. 3, fig. 7. Priabonien inférieur [Upper Shorym (P2 O5 stratum)], Usak Well, ouest Mangyshlak, ouest Kazakhstan.

*jaekeli jaekeli* (*Jaekelotodus*) ZHELEZKO, 1994: p. 56, pl. 2, fig. 6-7. Bartonien supérieur (Upper Shorym Fm.), Canyon d'Usunbas, Mangyshlak central, ouest Kazakhstan.

*kamyshinensis* (*Glueckmanotodus*) ZHELEZKO in ZHELEZKO & KOZLOV, 1999: p. 113, pl. 41, fig. 10-14. Sélandien (Lower Saratov Beds), Région de Volgograd, Russie. Espèce difficile à évaluer.

*karagiensis* (*Jaekelotodus*) (GLÜCKMAN, 1964): p. 170, pl. 30, fig. 8 & 10, p. 155, fig. 73. Karagie Fm., S-W de la dépression de Karagie, Mangyshlak, ouest Kazakhstan.

*karatauensis* (*Glueckmanotodus*) ZHELEZKO in ZHELEZKO & KOZLOV,

1999: p. 113, pl. 40, fig. 3, pl. 41, fig. 15-17. Danien, Canyon de Sulukapy, montagne d'Aktau, Mangyschlag, ouest Kazakhstan. Espèce difficile à évaluer.

*karatensis* (*Glueckmanselachus*) ZHELEZKO, 1995: p. 26 (ni description ni figuration). *Nomen nudum*.

*karpinskii* (*Borelotodus*) (MANNER, 1928): *Lamna*; p. 310, pl. 10, fig. 21. Priabonien, Suvarish, Trans Ural moyen, Russie. Espèce mise dans le genre *Mennerotodus* par ZHELEZKO (1989, nov. comb., en 1994). Espèce parfois orthographiée "*karpinsky*".

*katcharicus* (*Jaekelotodus*) ZHELEZKO, 1989: p. 17 (ni description ni figuration). Paléogène, pas de localité-type. *Nomen nudum*.

*koerti* (*Carcharias*) (STROMER, 1910): *Otodus*; p. 496, fig. 4-5. Lutétien, Dagbati, Togo.

*kovalevsky* (*Mennerotodus*) ZHELEZKO, 1989: p. 17 (ni description ni figuration). Paléogène, pas de localité-type. *Nomen nudum*.

*kustanaicus* (*Mennerotodus*) ZHELEZKO, 1989: p. 17 (ni description ni figuration). Paléogène, pas de localité-type. *Nomen nudum*.

*lauderdalensis* (*Carcharias*) (CASE, 1994): *Pseudodontaspis*; p. 109, pl. 6, fig. 108-111 & 114-125. Thanétien (Tuscahoma Fm.) et Yprésien (Bashi Fm.), "Case's estuary site 1" (sables glauconieux de Tuscahoma) et Boulder zone, près du sommet de la falaise (feuille Meridian South 1/24000, x = 341.400, y = 3580.800) au SE de l'ancien "Red Hot Truck Stop", en dehors de l'autoroute 20-59, Meridian, Lauderdale Co., Mississippi, U.S.A. L'holotype (pl. 6, fig. 108-109) est une dent intermédiaire, peut-être de *Jaekelotodus robustus* LERICHE, 1921. Les paratypes sont un mélange de dents intermédiaires et parasymphysaires d'Odontaspidae.

*lerichei* (*Brachycarcharias*) (CASIER, 1946): p. 80, pl. 2, fig. 7a-b (d'après *Lamna vincenti* WINKLER, 1874, *pars*, in LERICHE, 1906). Yprésien, Forest-Jez-Bruxelles, Belgique. Espèce rangée dans le genre *Palaeohypotodus* par ZHELEZKO (1989, nov. comb.), mais considérée ici comme appartenant à un genre nouveau, *Brachycarcharias*.

*lerichei* (*Palaeohypotodus*) GLÜCKMAN, 1964: p. 136, pl. 18, fig. 21-27, pl. 21, fig. 1, 2, 6-12 & 41-45. Thanétien (Tyk-Butak Fm.), Rivière Tyk-Butak, région d'Aktjubinsk, ouest Kazakhstan. Synonyme probable de *Palaeohypotodus rutoti* WINKLER, 1874.

*lerichei involutus* (*Palaeohypotodus*) ZHELEZKO, 1989: p. 17 (ni description ni figuration). Paléogène, pas de localité-type. *Nomen nudum*.

*levinae* (*Tobolamna*) ZHELEZKO in ZHELEZKO & KOZLOV, 1999: p. 119, fig. 61, fig. 5-8. Bartonien inférieur, Belinskoe, région de Kustanaj, nord Kazakhstan.

*londonensis londonensis* (*Jaekelotodus*) ZHELEZKO, 1994: p. 51, pl. 1, fig. 7-8, pl. 2, fig. 11, pl. 3, fig. 4-5. Yprésien inférieur (Lower Tasaran Fm.), Rivière Chegan, région d'Aktjubinsk, ouest Kazakhstan.

*londonensis tasaranicus* (*Jaekelotodus*) ZHELEZKO, 1994: p. 53, pl. 3, fig. 4a. Yprésien inférieur (Lower Tasaran Fm.), Rivière Chegan, ouest Kazakhstan.

*minima* (?) *Lamna* NEUGEBOREN, 1851: *Lamna*; p. 205, pl. 5, fig. 78. Eocène, Roumanie. La seule dent figurée est très incomplète et difficile à évaluer. Espèce douteuse à rejeter.

*minuta* (?) *Lamna* NEUGEBOREN, 1851: *Lamna*; p. 205, pl. 5, fig. 77. Eocène, Roumanie. La seule dent figurée est très incomplète et difficile à évaluer. Espèce douteuse à rejeter.

*mirabilis* (*Carcharias*) (GIEBEL, 1848): *Odontaspis*; p. 363 (ni description ni figuration). Eocène sup. (= Priabonien), Sülldorf, sud de Magdebourg, Allemagne. *Nomen nudum*.

*mississippiensis* (*Carcharias*) (CASE, 1994): *Pseudodontaspis*; p. 110, pl. 6, fig. 126-131. Thanétien (Tuscahoma Fm.) et Yprésien (Bashi Fm.), "Case's estuary site 1" (sables glauconieux de Tuscahoma) et Boulder zone, près du sommet de la falaise (feuille Meridian South

1/24000, x = 341.400, y = 3580.800) au SE de l'ancien "Red Hot Truck Stop", en dehors de l'autoroute 20-59, Meridian, Lauderdale Co., Mississippi, U.S.A. L'holotype (pl. 6, fig. 128) est une dent parasymphysaire de *Carcharias lerichei* CASIER, 1946. Il en est de même de deux des paratypes (pl. 6, fig. 129-131). Le troisième paratype (pl. 6, fig. 126-127) est une dent parasymphysaire d'un autre Odontaspidae.

*mourloni* (*Carcharias*) (WINKLER, 1880): *Odontaspis*; p. 77, fig. 1-2. Rupélien, Limbourg, Belgique. Synonyme de *Carcharias acutissima* AGASSIZ, 1843.

*mugodzaricus* (*Palaeohypotodus*) ZHELEZKO, 1989: p. 17 (ni description ni figuration). Paléogène, pas de localité-type. *Nomen nudum*.

*nolfi nolfi* (*Glueckmanselachus*) ZHELEZKO, 1995: p. 27 (ni description ni figuration). Paléogène, pas de localité-type. *Nomen nudum*.

*nolfi orhiensis* (*Glueckmanselachus*) ZHELEZKO, 1995: p. 27. (ni description ni figuration). Paléogène, pas de localité-type. *Nomen nudum*.

*obliquus* (*Carcharias*?) (GIEBEL, 1848): *Oxytes*; p. 364 (ni description ni figuration). Eocène supérieur (Priabonien), Sülldorf, sud de Magdebourg, Allemagne. Espèce-type du genre *Oxytes* GIEBEL, 1848. *Nomen nudum*.

*praecrassidens* (*Carcharias*) (GLÜCKMAN, 1964): *Odontaspis*; p. 168, pl. 28, fig. 9-12. Oligocène supérieur (Chattien), Montagne de Kara-Shoky, nord d'Ustjurt, ouest Kazakhstan. Espèce douteuse.

*protensis* (*Palaeohypotodus*) ZHELEZKO, 1989: p. 17 (ni description ni figuration). Paléogène, pas de localité-type. *Nomen nudum*.

*robustus* (*Jaekelotodus*) (LERICHE, 1921): *Odontaspis*; p. 117 (nom seulement). Lutétien (= Bruxellien), Belgique. Espèce créée sans figuration en 1921 par LERICHE, d'après du matériel remanié dans le Pliocène de Durne, Belgique; pour une bonne illustration de l'espèce, voir LERICHE, 1906, pl. 3, fig. 13-19.

*robustus africanus* (*Jaekelotodus*) (ARAMBOURG, 1952): *Odontaspis robusta* var. *africana*; p. 64, pl. 6, pl. 7, fig. 1-6. Yprésien, Bassin des Ouled Abdoun, Maroc.

*rogovichus* (*Jaekelotodus*) ZHELEZKO, 1989: p. 17 (ni description ni figuration). Paléogène, pas de localité-type. *Nomen nudum*.

*rutoti rutoti* (*Palaeohypotodus*) (WINKLER, 1874): *Otodus*; p. 4, pl. 1, fig. 3-4. Scandien (= Heersien), Maret, Hameau d'Orp-le-Grand, Belgique. Espèce-type du genre *Palaeohypotodus* GLÜCKMAN, 1964 (non ZHELEZKO, 1989; nov. comb. proposée par ZHELEZKO en 1989, avec le genre *Palaeohypotodus* ZHELEZKO, 1989 non GLÜCKMAN, 1964).

*rutoti volgensis* (*Palaeohypotodus*) ZHELEZKO in ZHELEZKO & KOZLOV, 1999: p. 106, pl. 1, fig. 4-5, pl. 36, fig. 14-16. Scandien, Rive droite de la Volga, près de Kamyschin, région de Volgograd, Russie.

*saxaulensis* (*Mennerotodus*) ZHELEZKO, 1989: p. 17 (ni description ni figuration). Paléogène, pas de localité-type. *Nomen nudum*. Espèce citée à nouveau comme nouvelle (p. 178, GLÜCKMAN & ZHELEZKO in ZHELEZKO & KOZLOV, 1990). *Nomen nudum*.

*serrata* [*Lamna* (*Odontaspis*)] NEUGEBOREN, 1851: *Lamna* (*Odontaspis*); p. 203, pl. 5, fig. 75-76. Eocène, Roumanie. Espèce douteuse difficile à évaluer.

*speyeri* (*Odontaspis*) DARTEVELLE & CASIER, 1943: p. 116, pl. 4, fig. 1-13. Danien, Falaise de Landana, couche 12c, sur le fleuve Congo, Enclave de Cabinda.

*substriatus* (*Carcharias*) (STROMER, 1910): *Odontaspis elegans* var. *substriata*; p. 495, fig. 2-3. Thanétien, Adabion, Sud du Togo. Le matériel type se limite à une dent en mauvais état ne permettant pas de définir les caractéristiques d'une espèce; espèce douteuse à rejeter.

*tamdensis* (*Carcharias*) (GLÜCKMAN, 1964): *Odontaspis*; p. 169, pl. 28,



fig. 13 & 18-22. Chattien (Solenovsk Fm.), Montagne de Tamdy, Ustjurt, ouest Kazakhstan. Espèce douteuse difficile à évaluer.

*tarocensis* (*Carcharias*) (KOCH, 1903): *Lamna*; p. 151, pl. 1, fig. 16. Eocène, Hongrie. Espèce difficile à évaluer.

*teretidens* (*Sylvestrilamia*) (WHITE, 1931): *Odontaspis* (*Synodontaspis*) *cuspidata* praemut. *teretidens*; p. 53, fig. 16-44. Yprésien inférieur (Blackheath Beds), Abbey Wood, Kent, Grande-Bretagne. Espèce-type du genre *Sylvestrilamia* CAPPETTA & NOLF, ce travail.

*tingitana* (*Carcharias*) (ARAMBOURG, 1952): *Odontaspis*; p. 70, p. 71, fig. 14-15, p. 72, fig. 16, p. 73, fig. 17, pl. 9, fig. 1-42. Danien, Youssoufia, Bassin des Gantour, Maroc.

*tobolensis* (*Tobolamna*) ZHELEZKO in ZHELEZKO & KOZLOV, 1999: p. 119, pl. 61, fig. 1-8. Priabonien, Kachar, région de Kustanaj, nord Kazakhstan. Espèce-type du genre *Tobolamna* ZHELEZKO in ZHELEZKO & KOZLOV, 1999.

*trigonalis* (*Jaekelotodus*) (JAEKEL, 1895): *Hypotodus*; p. 32, pl. 1, fig. 6-7. Priabonien, Dniepropetrovsk (Ekaterinoslav), Ukraine. Espèce-type du genre *Jaekelotodus* MENNER, 1928.

*turgaensis* (*Araloselachus*) ZHELEZKO in ZHELEZKO & KOZLOV, 1999: p. 124, pl. 3, fig. 7-9, pl. 8, fig. 6, pl. 53, fig. 13-17. Priabonien (Chegan Fm.), Kachar Toun, région de Kustanaj, nord Kazakhstan. Espèce difficile à évaluer.

*turgicus katcharicus* (*Jaekelotodus*) ZHELEZKO in ZHELEZKO & KOZLOV, 1990: p. 175, p. 177, fig. 2 (10-12). Kazakhstan. Espèce et sous-espèce difficiles à évaluer.

*turgicus turgicus* (*Jaekelotodus*) ZHELEZKO in ZHELEZKO & KOZLOV, 1990: p. 175, p. 177, fig. 2 (13-14). Kazakhstan. Espèce et sous-espèce difficiles à évaluer.

*umovae* (*Clerolamna*) ZHELEZKO in ZHELEZKO & KOZLOV, 1999: p. 127, pl. 54, fig. 1-9. Priabonien (Chegan Fm.), Kachar Toun, nord Kazakhstan. Espèce-type du genre *Clerolamna* ZHELEZKO in ZHELEZKO & KOZLOV.

*usunbassi* (*Jaekelotodus*) ZHELEZKO, 1989: p. 17 (ni description ni figuration). Paléogène, pas de localité-type. *Nomen nudum*.

*verticalis* (*Hypotodus*) (AGASSIZ, 1843): *Lamna* (*Odontaspis*); p. 294, pl. 37a, fig. 31-32. Yprésien (London Clay), Sheppey, Kent, Grande-Bretagne. Espèce-type du genre *Hypotodus* JAEKEL, 1895.

*vincenti* (*Hypotodus*) (WINKLER, 1878): *Otodus*; p. 11, fig. 9-10. Lutétien (= Bruxellien), Woluwe-Saint-Lambert, Belgique. Synonyme de *Hypotodus verticalis* (AGASSIZ, 1843). L'espèce *vincenti sensu* LERICHE, 1906 a été renommée *Lamna lerichei* par CASIER (1946, p. 80).

*vincenti uralicus* (*Carcharias*) (MENNER, 1928): *Lamna*; p. 308, pl. 10, fig. 19-20. Priabonien inférieur, Kandaral, Dgyl-Taou, Suvarysh, Transouralie moyenne, Russie. Espèce-type du genre *Neotriatolamia* ZHELEZKO in ZHELEZKO & KOZLOV, 1990. Espèce difficile à évaluer.

*volgensis* (*Glueckmanselachus*) ZHELEZKO, 1995: p. 27 (ni description ni figuration). *Nomen nudum*.

*winkleri* (*Odontaspis*) LERICHE, 1905: p. 74, p. 117, pl. 6, fig. 1-12. Lutétien (Bruxellien), Saint-Josse-Ten-Noode, Nederokkerzeel, Saint-Gilles, Woluwe-Saint-Lambert, Belgique.

## Index bibliographique

AGASSIZ, L., 1843 (1833-44). Recherches sur les poissons fossiles. 3: 390 + 32 p.

AMEGHINO, F., 1901. L'âge des formations sédimentaires de Patagonie. *Anales de la Sociedad científica argentina*, **51**: 20-39, 65-91.

AMEGHINO, F., 1906. Les formations sédimentaires du Crétacé supérieur et du Tertiaire de Patagonie. *Anales del Museo nacional de Historia natural de Buenos Aires*, **3** (8): 1-568.

APPLEGATE, S.P., 1965. Tooth terminology and variation in sharks with special reference to the sand shark *Carcharias taurus* RAFINESQUE. *Contributions in Sciences, Los Angeles County Museum*, **86**: 1-18.

ARAMBOURG, C., 1935. Note préliminaire sur les vertébrés fossiles des phosphates du Maroc. *Bulletin de la Société géologique de France*, **5**: 413-439.

ARAMBOURG, C., 1952. Les vertébrés fossiles des gisements de phosphates (Maroc-Algérie-Tunisie). *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*, **92**: 1-372.

BASS, A.J., D'AUBREY, J.D. & KISTNASAMY, N., 1975. Sharks of the East coast of southern Africa. IV. The families Odontaspidae, Scapanorhynchidae, Isuridae, Cetorhinidae, Alopiidae, Orectolobidae and Rhinodontidae. *Investigational Report of the Oceanographic Research Institut*, **39**: 1-102.

BAUT, J.-P. & GENAULT, B., 1995. Contribution à l'étude des élasmodontes du Thanétien (Paléocène) du Bassin de Paris. 1. Découverte d'une faune d'élasmodontes dans la partie supérieure des Sables de Bracheux (Thanétien, Paléocène) des régions de Compiègne (Oise) et de Montdidier (Somme). In "Sélaciens et Stratigraphie", J. HERMAN & H. VAN WAES

Eds. *Belgian Geological Survey, Professional Papers*, 278: 185-259.

BIGELOW, H.B. & SCHROEDER, W.C., 1948. Fishes of the western North Atlantic, part 1. *Memoirs of the Sears Foundation for Marine Research*, **1** (1): 59-576.

CAPPETTA, H., 1976. Sélaciens nouveaux du London Clay de l'Essex (Yprésien du Bassin de Londres). *Geobios*, **9** (5): 551-575.

CAPPETTA, H., 1987. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii, Chondrichthyes II. 3B, 193 p., 148 fig.

CASE, G.R., 1981. Late Eocene selachians from South-central Georgia. *Palaeontographica*, **A 176** (1-3): 52-79.

CASE, G.R., 1987. A new selachian fauna from the Late Campanian of Wyoming (Teapot Sandstone Member, Mesaverde Formation, Big Horn Basin). *Palaeontographica*, **A 197** (1-3): 1-37.

CASE, G.R., 1994. Fossil fish remains from the Late Paleocene Tuscaloosa and Early Eocene Bashi Formations of Meridian, Lauderdale County, Mississippi. Part I. Selachians. *Palaeontographica*, **A 230** (4-6): 97-138.

CASE, G.R. & BORODIN, P.D., 2000. A Middle Eocene selachian fauna from the Castle Hayne Limestone Formation of Duplin County, North Carolina. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen. (A: Geologie und Paläontologie)*, **39**: 17-32.

CASIER, E., 1946. La faune ichthyologique de l'Yprésien de la Belgique. *Mémoires du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique*, **104**: 1-267.

CASIER, E., 1966. Faune ichthyologique du London Clay. *British Museum (Natural History)*, 496 p.

- CASIER, E., 1967. Le Landénien de Dormaal (Brabant) et sa faune ichthyologique. *Mémoires de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique*, **156**: 1-66.
- COMPAGNO, L.J.V., 1984. FAO species catalogue. Vol. 4. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 1. Hexanchiformes to Lamniformes. *FAO Fisheries Synopsis*, **125**: 1-249.
- COMPAGNO, L.J.V., 2001. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Vol. 2. Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes). *FAO Species Catalogue for Fishery Purposes*, **1** (2): 269 p.
- DAMES, W., 1883. Über eine tertiäre Wirbelthierfauna von der westlichen Insel der Birket-El-Qrün im Fajum (Aegypten). *Sitzungs-Berichte der Akademie der Wissenschaften*, **6**: 129-153.
- DARTEVELLE, E. & CASIER, E., 1943. Les poissons fossiles du Bas-Congo et des régions voisines. *Annales du Musée du Congo Belge, Sér. A (Minéralogie, Géologie, Paléontologie)*, **3**, **2** (1): 1-200.
- DARTEVELLE, E. & CASIER, E., 1959. Les poissons fossiles du Bas-Congo et des régions voisines. *Annales du Musée du Congo Belge, Série A (Minéralogie, Géologie, Paléontologie)*, **3**, **2** (3): 257-568.
- DAVIS, J.W., 1888. On fossil fish-remains from the Tertiary and Cretaceous-Tertiary formations of New-Zealand. *Scientific Transactions of the Royal Dublin Society*, **4** (2): 1-48.
- GIEBEL, C.G., 1848. Fauna der Vorwelt, mit steter Berücksichtigung der lebenden Thiere. Erster Band: Wirbelthiere. Dritte Abtheilung: Fische. i-xii; 1-467.
- GLÜCKMAN, L.S., 1964. Sharks of Paleogene and their stratigraphic significance. *Nauka Press*, 229 p.
- GLÜCKMAN, L.S. & ZHELEZKO, V.I., 1979. Sélaciens in "La limite Santonien-Campanien sur la plateforme de l'Est européen". *Akademia Nauk SSSR*, 90-105.
- GURR, P.R., 1962. A new fishfauna from the Woolwich Bottom Beds (Sparnacian) of Herne Bay, Kent. *Proceedings of the Geological Association of London*, **73** (4): 419-447.
- HERMAN, J., 1972. Les vertébrés du Landénien inférieur (Lia ou Heersien) de Maret (Hamcau d'Orp-Le-Grand). *Bulletin de la Société belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie*, **81** (3-4): 191-207.
- HERMAN, J., 1977. Les sélaciens des terrains néocènes et paléocènes de Belgique et des contrées limitrophes. Eléments d'une biostratigraphie intercontinentale. *Mémoires pour servir à l'explication des Cartes géologiques et minières de la Belgique*, 1975 (paru 1977), **15**: 401 p.
- JAEKEL, O., 1895. Unter-Tertiäre Selachier aus Südrussland. *Mémoires du Comité Géologique de Saint-Petersbourg*, **9**: 19-35.
- KEMP, D.J., KEMP, L. & WARD, D.J., 1990. An illustrated guide to the British Middle Eocene vertebrates. 1-59.
- KOCH, A., 1903. Tarnóc, im Komitat Nógrád als neuer, reicher Fundort fossile Haifischzähne. *Földtani Közlemény*, **33**: 139-164.
- KOZLOV, V.A., 2001. Additions to the Paleogene elasmobranch fauna of western Kazakhstan. *Turanian*, a new shark genus (Odonaspidae) and a new ray species (genus *Archaeomantia*, Mobulidae). *Russian Academy of Sciences, Urals Branch*, 83-86.
- LAHILLE, F., 1928. Nota sobre unos peces elasmobranchios. *Anales del Museo nacional de Historia natural 'Bernardino Rivadavia'*, **34**: 299-339.
- LE HON, H., 1871. Préliminaires d'un mémoire sur les poissons tertiaires de Belgique. 15 p.
- LERICHE, M., 1901. Sur quelques éléments nouveaux pour la faune ichthyologique du Montien inférieur du Bassin de Paris. *Annales de la Société géologique du Nord*, **30**: 153-161.
- LERICHE, M., 1902. Les poissons tertiaires de la Belgique. I. Les poissons paléocènes. *Mémoires du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique*, **2** (5): 1-48.
- LERICHE, M., 1905. Les poissons tertiaires de la Belgique. II. Les poissons éocènes. *Mémoires du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique*, **3** (11): 49-228.
- LERICHE, M., 1906. Contribution à l'étude des poissons fossiles du Nord de la France et des régions voisines. *Mémoires de la Société géologique du Nord*, **5**: 1-430.
- LERICHE, M., 1908. Note sur des poissons paléocènes et éocènes des environs de Reims. *Annales de la Société géologique du Nord*, **37**: 229-265.
- LERICHE, M., 1908. Les vertébrés du Nummulitique de l'Aude (Corbières septentrionales). Extrait de L. Doncieux, Catalogue descriptif des fossiles Nummulitiques de l'Aude et de l'Hérault (Corbières Septentrionales). *Annales de l'Université de Lyon*, **22**: 1-19.
- LERICHE, M., 1921. Sur les restes de poissons remaniés dans le Néogène de la Belgique. Leur signification au point de vue de l'histoire géologique de la Belgique pendant le tertiaire supérieur. *Bulletin de la Société belge de Géologie*, **30**: 115-120.
- LERICHE, M., 1922. Les poissons Paléocènes et Eocènes du Bassin de Paris (Note additionnelle). *Bulletin de la Société géologique de France*, **23**: 177-200.
- LERICHE, M., 1940. Le synchronisme des formations éocènes marines des deux côtés de l'Atlantique, d'après leur faune ichthyologique. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **210**: 589-592.
- LERICHE, M., 1942. Contribution à l'étude des faunes ichthyologiques marines des terrains tertiaires de la Plaine Côtière Atlantique et du centre des Etats-Unis. Les synchronismes des formations tertiaires des deux côtés de l'Atlantique. *Mémoire de la Société géologique de France*, **45** (2-4): 1-110.
- LERICHE, M., 1951. Les poissons tertiaires de la Belgique (Supplément). *Mémoires de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique*, **118**: 473-600.
- MAUL, G.E., 1955. Five species of rare sharks new for Madeira including two new to science. *Notulae Naturae*, **279**: 1-13.
- MENNER, V.V., 1928. Les sélaciens du Paléogène de Mangyshlak, d'Emba et du versant oriental d'Oural. *Bulletin de la Société impériale des Naturalistes de Moscou, Section Géologie*, **6** (3-4): 292-338.
- NEUGEBORN, L., 1851. Die vorweltlichen Squaliden-Zähne aus dem Grobkalke bei Portsesd am Altflusse unweit Talmatsch. Zweite Abtheilung. *Archiv des Vereins für siebenbürgische Landeskunde, Hermannstadt*, **4** (3): 151-214.
- NOLF, D., 1970. De geremaneerde eocene visfauna in de basis van het Pleistocene te Merelbeke. *Natuurwetenschappelijk Tijdschrift*, **51**: 111-124.
- NOLF, D., 1972. Sur la faune ichthyologique des formations du Panisel et de Den Hoorn (Eocène belge). *Bulletin de la Société Belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie*, **81** (1): 111-138.
- NOLF, D., 1986. Fossielen van België. Haaie- en roggetanden uit het Tertiair van België. *Institut royal des Sciences naturelles de Belgique*, 170 p.

- NOLF, D., 1988. Fossiles de Belgique. Dents de requins et de raies du Tertiaire de la Belgique. *Institut royal des Sciences naturelles de Belgique*, 184 p.
- NOUBHANI, A. & CAPPETTA, H., 1997. Les Orectolobiformes, Carcharhiniformes et Myliobatiformes (Elasmobranchii, Neoselachii) des bassins à phosphate du Maroc (Maastrichtien-Lutétien basal). Systématique, biostratigraphie, évolution et dynamique des faunes. *Palaeo Ichthyologica*, **8**: 1-327.
- RAFINESQUE, C.S., 1810. Caratteri di alcuni nuovi generi e nuove specie di animali e pinate della Sicilia, con varie osservazioni sopra i medesimi. [i-iv] 3-69.
- RISSE, A., 1810. Ichthyologie de Nice, ou histoire naturelle des poissons du département des Alpes Maritimes. i-xxxvi + 1-388, pls. 1-11.
- RISSE, A., 1826. Histoire naturelle des principales productions de l'Europe méridionale et particulièrement de celles des environs de Nice et des Alpes-maritimes. 486 p., 16 pl.
- ROGOVICH, A.S., 1860. About fossil fishes of provinces of Kiev school district. 1: 87 p., 9 pl.
- SIVERSON, M., 1992. Biology, dental morphology and taxonomy of Lamniform sharks from the Campanian of the Kristianstad basin, Sweden. *Palaeontology*, **35** (3): 519-554.
- SOLT, P., 1988. *Odontaspis* (*Synodontaspis*) *divergens* n. sp. from the Oligocene of Csillaghegy. *Magyar Allami Földtani Intezet Evi Jelentese*, 519-533.
- STROMER, E., 1910. Reptilien und Fischreste aus dem marinen Alttertiär von Südtogo (West Africa). *Monatsberichte der deutschen geologischen Gesellschaft*, **62**: 478-507.
- TANIUCHI, T., 1970. Variation in the teeth of the Sand shark, *Odontaspis taurus* (Rafinesque) taken from the East China Sea. *Japanese Journal of Ichthyology*, **17**: 37-44.
- TAVERNE, L. & NOLF, D., 1978. Troisième note sur les poissons des sables de Lede (Eocène belge): les fossiles autres que les otolithes. *Bulletin de la Société belge de Géologie*, **87** (3): 125-152.
- VINCENT, G., 1876. Description de la faune de l'étage Landénien inférieur de Belgique. *Annales de la Société Malacologique de Belgique*, **11**: 111-160.
- WARD, D.J., 1988. *Hypotodus verticalis* (AGASSIZ 1843), *Hypotodus robustus* (LERICHE 1921) and *Hypotodus heinzlini* (CASIER 1967), Chondrichthyes, Lamniformes, junior synonyms of *Carcharias hopei* (AGASSIZ 1843). *Tertiary Research*, **10** (1): 1-12.
- WHITE, E.I., 1926. Eocene fishes from Nigeria. *Bulletin of the Geological Survey of Nigeria*, **10**: 1-82.
- WHITE, E.I., 1931. The vertebrate faunas of the English Eocene. I. From the Thanet Sands to the Basement Bed of the London Clay. *British Museum (Natural History)*, 121 p.
- WHITE, E.I., 1934. Fossil fishes of Sokoto province. *Bulletin of the Geological Survey of Nigeria*, **14**: 1-78.
- WINKLER, T.C., 1874. Mémoire sur des dents de poissons du terrain bruxellien. *Archives du Musée Teyler*, **3** (4): 295-304.
- WINKLER, T.C., 1878a. Mémoire sur quelques restes de poissons du système eersien. *Archives du Musée Teyler*, **4** (1): 1-15.
- WINKLER, T.C., 1878b. Deuxième mémoire sur des dents de poissons fossiles du terrain bruxellien. *Archives du Musée Teyler*, **4** (1): 16-48.
- WINKLER, T.C., 1880. Note sur quelques dents de poissons fossiles de l'Oligocène inférieur et moyen du Limbourg. *Archives du Musée Teyler*, **5**: 73-84.
- WOODWARD, A.S., 1891. Notes on some fish-remains from the lower Tertiary and Upper Cretaceous of Belgium, collected by Monsieur A. Houzeau de Lahaie. *Geological Magazine*, **8**: 104-110.
- WOODWARD, A.S., 1899. Notes on the teeth of sharks and skates from English Eocene formations. *Proceedings of the Geological Association of London*, **16**: 1-14.
- ZHELEZKO, V.I., 1989. Phylogenesis of Lamnoid sharks of the Palaeogene and their significance for zonal stratigraphy. *Phylogenetic aspects of palaeontology*, 16-17.
- ZHELEZKO, V.I., 1994. Sharks of family Jackelodontidae of European and middle Asian palaeobiogeographic provinces. *Bulletin Moscow Society of Naturalists*, **69** (6): 47-62.
- ZHELEZKO, V.I., 1995. Biostratigraphy of Cretaceous-Paleogene Phosphorite Formations of Trans Urals and North-Western Kazakhstan on Elasmobranchia. Ekaterinburg Press, 1-42.
- ZHELEZKO, V.I. & KOZLOV, V.A., 1990. A propos des nouvelles découvertes et de la constitution systématique des requins en région trans-ouraliennne. *Akademia Nauk SSSR*, 174-181.
- ZHELEZKO, V.I. & KOZLOV, V.A., 1999. Elasmobranchii and Palaeogene biostratigraphy of Transural and Central Asia. *Russian Academy of Sciences, Urals Branch*, **3**: 1-323.

Henri CAPPETTA  
Equipe Paléontologie-Paléobiologie-Phylogénie  
Institut des Sciences de l'Evolution  
Université de Montpellier II  
Case Courrier 064  
Place E.-Bataillon  
34095 Montpellier cedex 5  
France  
E-mail: cappetta@isem.univ-montp2.fr

Dirk NOLF  
Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique  
29 Rue Vautier  
B-1000 Bruxelles  
Belgique  
E-mail: Dirk.Nolf@natuurwetenschappen.be

Manuscrit soumis le 15 septembre 2004  
Manuscrit accepté le 6 décembre 2004

## Explications des planches

La plupart des fossiles figurés dans les planches font partie des collections de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique. Leurs numéros de catalogue commencent par un "P".

Les autres pièces, identifiées par un acronyme de trois lettres (DOR, MAR, USK) font partie des collections du laboratoire de paléontologie de l'Université de Montpellier II.

## PLANCHE 1

Figs 1-10: *Carcharias* sp.

- Fig. 1 — dent antérieure inférieure (P 7881); a: vue labiale; b: profil.
  - Fig. 2 — dent antérieure inférieure (P 4650); a: vue labiale; b: vue linguale.
  - Fig. 3 — dent latéro-antérieure inférieure (P 4642); a: vue labiale; b: vue linguale.
  - Fig. 4 — dent latérale inférieure (P 7882); a: vue labiale; b: vue linguale.
  - Fig. 5 — dent latérale inférieure (P 7883), vue linguale.
  - Fig. 6 — dent très latérale inférieure (P 7884); a: vue labiale; b: vue linguale.
  - Fig. 7 — dent très latérale inférieure (P 7885), vue linguale.
  - Fig. 8 — dent latérale supérieure (P 7886); a: vue labiale; b: vue linguale.
  - Fig. 9 — dent latérale supérieure (P 4646), vue linguale.
  - Fig. 10 — dent très latérale supérieure (P 7887), vue labiale.
- Lutétien, Uccle (Belgique).

## PLANCHE 2

Figs 1-12: *Brachycarcharias lerichei* (CASIER, 1946).

- Fig. 1 — dent antérieure (P 7888); a: vue labiale; b: profil; c: vue linguale.
  - Fig. 2 — dent latéro-antérieure (P 7889), vue linguale.
  - Fig. 3 — dent latérale inférieure (P 7890), vue linguale.
  - Fig. 4 — dent latérale inférieure (P 7891), vue linguale.
  - Fig. 5 — dent latérale inférieure (P 7892), vue linguale.
  - Fig. 6 — dent latérale inférieure (P 7893), vue linguale.
  - Fig. 7 — dent latéro-antérieure supérieure (P 7894), vue linguale.
  - Fig. 8 — dent latérale supérieure (P 7895), vue linguale.
  - Fig. 9 — dent latérale supérieure (P 7896); a: vue labiale; b: vue linguale.
  - Fig. 10-13 — dents supérieures de plus en plus latérales (P 7897-P 7900), vue linguale.
- Lutétien, Uccle (Belgique).

## PLANCHE 3

Figs 1-11: *Glueckmanotodus heinzelini* (CASIER, 1967).

- Fig. 1 — dent antérieure de la première ou deuxième file (P 7875); a: vue labiale; b: profil; c: vue linguale.
- Fig. 2 — dent antérieure inférieure de la deuxième (?) file (P 1524); a: vue labiale; b: vue linguale.
- Fig. 3 — dent antérieure inférieure (P 7876), vue labiale.
- Fig. 4 — dent latéro-antérieure inférieure (P 1525), vue labiale.
- Fig. 5 — dent latéro-antérieure inférieure (P 7877); a: vue labiale; b: vue linguale.
- Fig. 6 — dent latéro-antérieure inférieure d'individu juvénile (P 7878); a: vue labiale.
- Fig. 7 — dent latérale inférieure (P 1527), vue labiale.
- Fig. 8 — dent latérale inférieure (P 1526), vue labiale.
- Fig. 9 — dent latérale supérieure (P 7879); a: vue labiale; b: profil.
- Fig. 10 — dent très latérale supérieure (P 7880); a: vue labiale; b: détail de la limite labiale de l'émail.
- Fig. 11 — dent postérieure supérieure (DOR 1), a et b: vue linguale. Collections du laboratoire de paléontologie de l'Université de Montpellier II.

Thanétien remanié dans l'Eocène basal, Dormaal (Belgique).

## PLANCHE 4

Figs 1-8: *Hypotodus verticalis* (AGASSIZ, 1843).

- Fig. 1 — dent antérieure inférieure (P 4649); a: vue labiale; b: vue linguale. Woluwe-Saint-Lambert.  
 Fig. 2 — dent latéro-antérieure inférieure (P 4609), vue linguale. Woluwe-Saint-Lambert.  
 Fig. 3 — dent latéro-antérieure inférieure (P 4611), vue linguale. Woluwe-Saint-Lambert.  
 Fig. 4 — dent latérale inférieure? (P 4610), vue linguale. Uccle.  
 Fig. 5 — dent de la première file latérale supérieure (P 4612), vue labiale. Woluwe-Saint-Lambert.  
 Fig. 6 — dent latérale supérieure (P 679), vue linguale (syntype de Winkler). Woluwe-Saint-Lambert.  
 Fig. 7 — dent latérale supérieure (P 4613), vue linguale. Woluwe-Saint-Lambert.  
 Fig. 8 — dent très latérale supérieure (P 680), vue linguale (syntype de Winkler). Woluwe-Saint-Lambert.  
 Lutétien (Belgique).

## PLANCHE 5

Figs 1-6: *Jaekelotodus robustus* (LERICHE, 1921).

- Fig. 1 — dent antérieure (P 7901); a: vue labiale; b: vue linguale.  
 Fig. 2 — dent latéro-antérieure (P 7902), vue labiale.  
 Fig. 3 — dent latérale inférieure (P 4604); a: vue labiale; b: vue linguale.  
 Fig. 4 — dent latérale supérieure (P 7903); a: vue labiale; b: vue linguale.  
 Fig. 5 — dent latérale supérieure (P 7904); a: vue labiale; b: vue linguale.  
 Fig. 6 — dent latérale supérieure (P 7905); a: vue labiale; b: vue linguale.  
 Lutétien, Woluwe-Saint-Lambert (Belgique).

## PLANCHE 6

Figs 1-4: *Jaekelotodus trigonalis* (JAEKEL, 1895).

- Fig. 1 — dent antérieure inférieure (USK 1); a: vue labiale; b: profil.  
 Fig. 2 — dent antérieure supérieure (?) (USK 2); a: vue labiale; b: profil; c: vue linguale.  
 Fig. 3 — dent latéro-antérieure inférieure (USK 3); a: vue labiale; b: vue linguale.  
 Fig. 4 — dent latérale supérieure (USK 4); a: vue labiale; b: profil.  
 Priabonien, Usak, ouest Mangyshlak, Kazakhstan.

Figs 5-6: *Orpodon heersensis* (HERMAN, 1972).

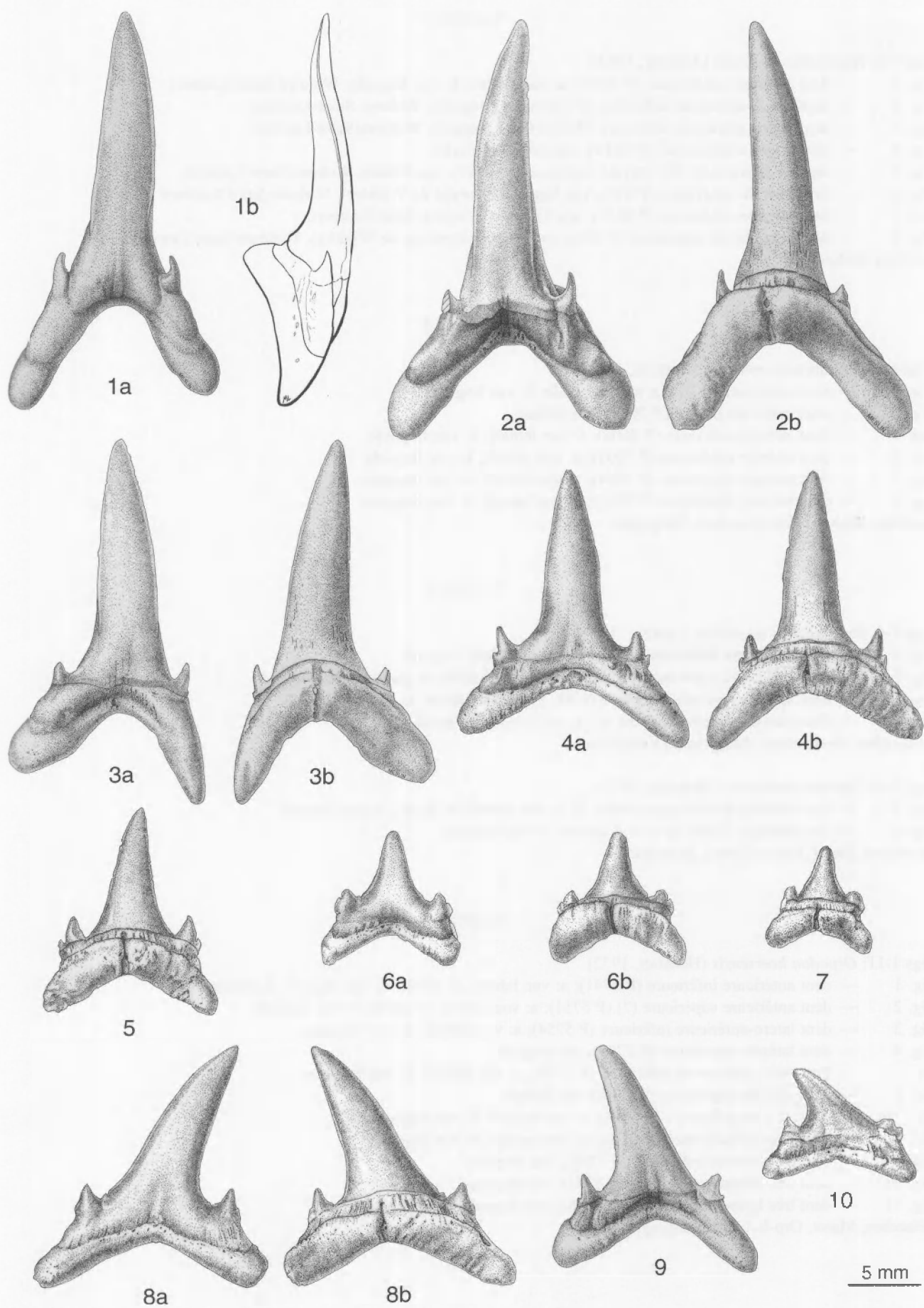
- Fig. 5 — dent antérieure inférieure (MAR 2); a: vue labiale; b: profil; c: vue linguale.  
 Fig. 6 — dent latérale (MAR 3); a: vue labiale; b: vue linguale.  
 Sélandien, Maret, Orp-le-Grand, Belgique.

## PLANCHE 7

Figs 1-11: *Orpodon heersensis* (HERMAN, 1972).

- Fig. 1 — dent antérieure inférieure (P 5741); a: vue labiale; b: profil; c: vue linguale. Lectotype.  
 Fig. 2 — dent antérieure supérieure (?) (P 5751); a: vue labiale; b: profil; c: vue linguale.  
 Fig. 3 — dent latéro-antérieure inférieure (P 5754); a: vue labiale; b: vue linguale.  
 Fig. 4 — dent latérale supérieure (P 5755), vue linguale.  
 Fig. 5 — dent latéro-antérieure inférieure (P 5753); a: vue labiale; b: vue linguale.  
 Fig. 6 — dent latérale supérieure (P 5746), vue labiale.  
 Fig. 7 — dent latérale inférieure (P 5745); a: vue labiale; b: vue linguale.  
 Fig. 8 — dent latérale inférieure (P 5744); a: vue labiale; b: vue linguale.  
 Fig. 9 — dent très latérale inférieure (P 5750), vue linguale.  
 Fig. 10 — dent très latérale supérieure (P 5747), vue linguale.  
 Fig. 11 — dent très latérale supérieure (P 5748), vue linguale.  
 Sélandien, Maret, Orp-le-Grand (Belgique).





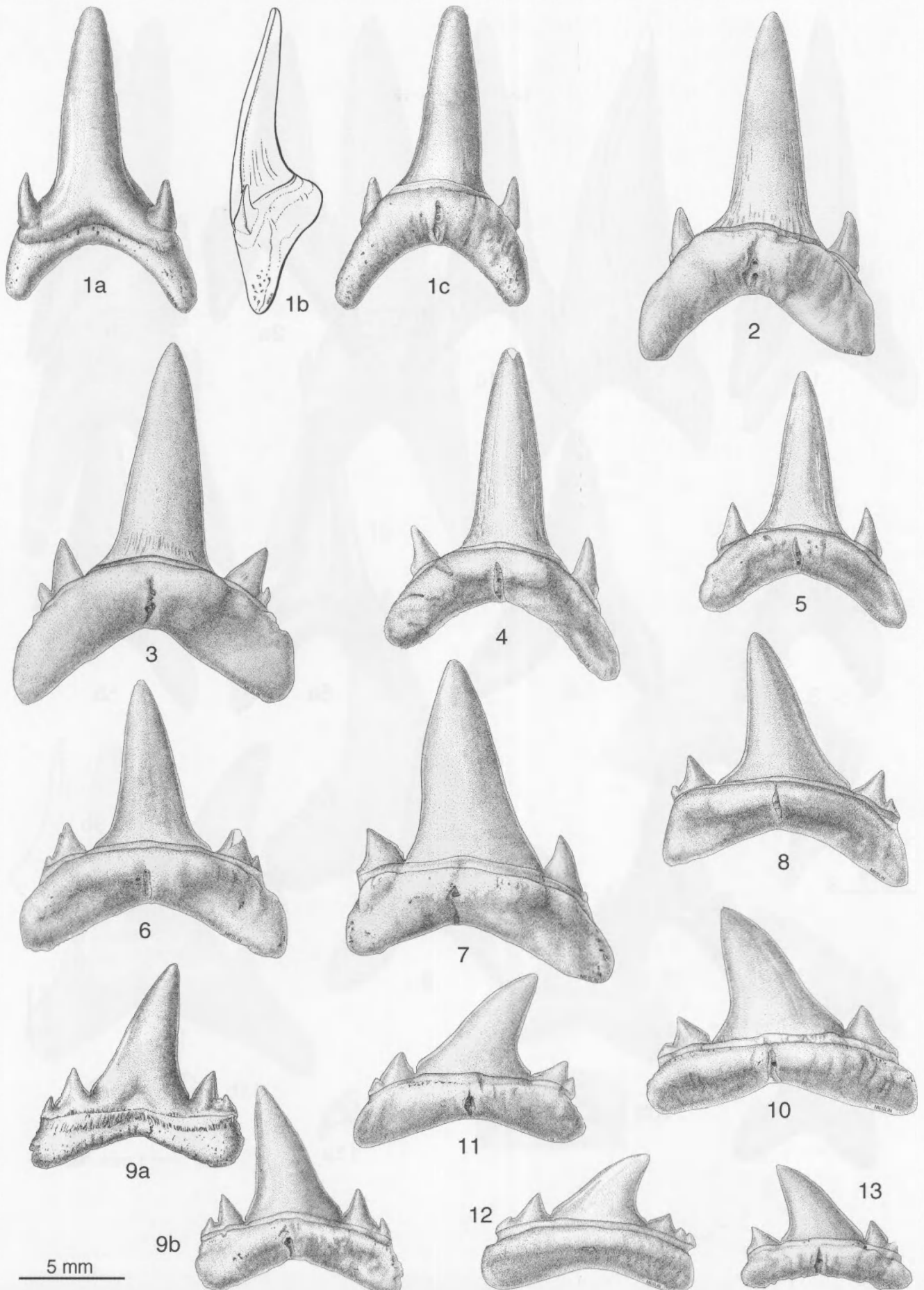


PLANCHE 2

